

Forstliche Forschungsberichte

München

Die Stechpalme im Gebiet der bayerischen Voralpen: Vorkom- men und Genetik

Jörg Ewald, Hanno Schäfer, Michelangelo Olleck, Sabine Rösler, Florian Gibis, Toni Kastner, Alina Höwener, Edgardo M. Ortiz & Gentaro Shigita

223
2022

ISBN 3-933506-54-9

**Schriftenreihe des
Zentrums Wald-Forst-Holz Weihenstephan**

für

die Studienfakultät für Forstwissenschaft und Ressourcenmanagement der Technischen Universität München, die
Fakultät Wald und Forstwirtschaft der Hochschule Weihenstephan-Triesdorf und die Bayerische Landesanstalt für
Wald und Forstwirtschaft als Sonderbehörde der Bayerischen Forstverwaltung

**Die Stechpalme im Gebiet der Bayerischen
Voralpen: Vorkommen und Genetik**

Abschlussbericht zum Forschungsprojekt

gefördert vom

Fördervereins Zentrum Wald Forst Holz Weihenstephan e.V.

und dem

Bayerischen Forstverein e. V.

mit freundlicher Unterstützung durch Heinrich Schäfer, Fischbachau

Jörg Ewald & Hanno Schäfer

(Projektleiter)

Zentrum Wald-Forst-Holz-Weihenstephan

Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1

D-85354 Freising

Impressum

Der Druck dieses Berichts wurde ermöglicht mit finanzieller Unterstützung
des Fördervereins Zentrum Wald Forst Holz Weihenstephan e.V.

ISSN 0174-1810

ISBN 3-933506-54-9

Alle Rechte, insbesondere das Recht der Vervielfältigung und Verbreitung sowie der Übersetzung vorbehalten.

Titel	Die Stechpalme im Gebiet der Bayerischen Voralpen: Vorkommen und Genetik The holly in the area of the Bavarian Pre-Alps: occurrence and genetics
Keywords	Biogeografie, klimatische Anpassung, Klimawandel, Verbreitung, Frosthärte, Genetik, Morphologie biogeography, climate adaptation, climate change, distribution, frost hardiness, genetics, morphology
Projektleiter	Prof. Dr. Jörg Ewald, Professur für Botanik, Vegetationskunde und Gebirgsökosysteme, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf Prof. Dr. Hanno Schäfer, Professur für Biodiversität der Pflanzen, Technische Universität München
Herausgeber	Zentrum Wald Forst Holz Weihenstephan Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1 D-85354 Freising www.forstzentrum.de
Schriftleitung	Dr. Joachim Hamberger
Dokumentation	Forstliche Forschungsberichte München Nr. 223, 2022, 89 Seiten
Erscheinungsdatum	Dezember 2022
Druck	Lerchl-Druck e. K., Freising
Auflage	200
Zu beziehen über	Förderverein Zentrum Wald Forst Holz Weihenstephan e.V. Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1, 85354 Freising Telefon: +49 151 17684894 E-Mail: info@foerderverein-forstzentrum.de

Inhaltsübersicht

I	Die Stechpalme im Gebiet der Bayerischen Voralpen: Vorkommen und Genetik - Executive Summary	5
II	Aktuelle Verbreitung und Standortansprüche der Stechpalme im bayerischen Voralpenraum	15
III	Entspricht das „Höherwandern“ der Stechpalme (<i>Ilex aquifolium</i> L.) in den Bayerischen Alpen seit Sendtner (1854) der Erwärmung in diesem Zeitraum?	47
IV	Analyse der genetischen Diversität der Europäischen Stechpalme mithilfe von Plastiden DNS Sequenzen und Kernmikrosatelliten	65
V	Genomanalysen der Europäischen Stechpalme (<i>Ilex aquifolium</i>)	81

Die Stechpalme im Gebiet der Bayerischen Voralpen: Vorkommen und Genetik

Executive Summary

Jörg Ewald^{1*} & Hanno Schäfer²

¹Hochschule Weihenstephan-Triesdorf
Fakultät Wald und Forstwirtschaft
Institut für Ökologie und Landschaft
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 3
D-85354 Freising

²Technische Universität München
Professur für Biodiversität der Pflanzen
Emil-Ramann-Straße 2
D-85354 Freising

* Korrespondierender Autor: joerg.ewald@hswt.de

Inhaltsverzeichnis

1	Summary	9
2	Zusammenfassung	10
3	Steckbrief	13
4	Literatur	14

1 Summary

In 2021, the holly (*Ilex aquifolium* L.) was elected as "tree of the year" in Germany and received attention of a broader public. The only evergreen (laurophyllous) tree species in the Central European flora, *Ilex* is of particular interest for forest science and climate research. Thus, the link between climate change and "laurophyllisation" at the southern fringe of the Alps, of which *Ilex* forms part, had raised concern (Klötzli and Walther 1999). Reviewing the significance of the phenomenon for the Northern Alps, raised five questions, which are partly answered in this volume.

To address questions 1-3, we studied 267 holly populations in five subregions and combined this data with environmental variables from the Bavarian forest site information system BASIS. Question 4 was addressed by comparing the current distribution (inventories and observations by citizen scientists) to historical records reported by Sendtner (1854) at the close of the Little Ice Age. In order to address question 5, genetic studies were performed following two sampling designs and sequencing techniques: In the Bavarian Alps, 50 trees from gardens and nearby natural forests were sampled and analyzed in combination with herbarium specimens across the species range from Morocco to Denmark. From these samples, variable sections of the plastid and nuclear genome as well as three highly variable microsatellite regions of the nuclear genome were subjected to Sanger sequencing. Additionally, complete genomes of 21 samples were read by Illumina sequencing.

1. How frequent is *Ilex* in the subregions of the Bavarian Alps?

Holly is distributed from Lake Constance in the West to Berchtesgaden county in the East, extending to the Austrian portion of the Northern Calcareous Alps. The more or less continuous distribution in the Calcareous Alps, Flysch and Molasse Prealps tapers out to disjunct outposts in the foreland of the Alps. Natural occurrences further North beyond the younger moraine belt are not known, although escapes from parks and gardens do occur.

2. Which sites are preferred?

In the Bavarian Alps is a subordinate essence of mixed montane forests (600-1100 m) with outposts in submontane European beech (min. 400 m) and a preference for moderately inclined to steep, sun-exposed slopes.

The amplitude of annual mean temperature of the *Ilex* populations ranges from 4 to 9 °C (11-17 °C during the growing season May-September) with preference for the lower to middle montane belt with 6-8 °C (growing season 14-16 °C). While January mean temperatures are well below the critical 0 °C-isotherm, long-term measurements at Hohenpeißenberg (a molasse mountain in the foreland) report sporadic frost events below -22 °C until 1961, several stations in the Alps recorded temperatures below -22 °C in 2012. The sites receive 900 to 2500 mm annual precipitation (preference for 1400-1700 mm), more than half during the growing season, more than a third in three summer months.

Ilex is preferably found on the widespread silty calcareous Rendzina soils with high base saturation, less often on acid brown soils derived from Flysch and Molasse substrates, while clayey waterlogged soils and peatlands are avoided.

3. Which densities and dimensions does *Ilex* attain?

Hollies were mostly recorded in larger or smaller collectives (groups of subordinate shrubs and small trees) under loose canopies of *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Abies alba* and *Acer pseudoplatanus*, one quarter occurred as single individuals along forest edges and in open habitats.

The largest *Ilex* trees attained moderate dimensions with 10 m height, 23 cm diameter at breast height and 7 m crown diameter. We assume limitations on tree size by the extreme frost events of 1929 and 1956, when broad scale dieback was likely followed by regeneration from stools and root suckers.

4. Is there evidence for range extension to higher elevations in the past century?

Due to their tight correlation with elevation (0.48 °C per 100 m), mean temperatures can be regionalized with high resolution. During the past 170 years, measured mean temperatures at Hohenpeißenberg have increased by 1.8 °C suggesting a potential upward extension of thermal limits by 375 m. Matching two precisely relocatable historical observations with adjacent modern counterparts yielded 219 m (ca. 1.1 °C) and 474 m (corresponding to 2.3 °C). The absolute difference between historical and modern upper limit is 393 m (ca. 1.9 °C). As an endozoochorous species with broad amplitude, *Ilex* exhibits remarkable dispersal potential. Since 1854, climate change has caused a 2.4fold increase in the extent of thermally suitable area from 90,000 to 220,000 ha. Continued warming by 1 °C increases the potential to 310,000 ha, 2 °C to 370,000 ha, suggesting an advance of holly to higher elevations. Currently, planting hollies appears suitable up to 1300 m.

5. Are hollies from the Bavarian Alps genetically distinct from other European populations? Are individuals in gardens of non-indigenous origin? Is it important to use indigenous seeds and saplings in plantings?

Only minimal genetic differences in the usually variable sections of the plastid and nuclear genome of *Ilex* populations were found. Even microsatellites exhibit relatively low variation and do not show geographic patterns that would allow the definition of an alpine genotype of *Ilex*. While analysis of the whole genome resulted in a higher resolution, Bavarian genotypes were not clearly separated from one sample from France, suggesting recent migration from the West. This hypothesis should be tested on more extensive samples from France in order to improve knowledge of the genetic structure of *Ilex*.

We found only few cases indicating plantation of non-indigenous *Ilex* in the Bavarian Alps. The majority of garden *Ilex* has been taken from the surrounding forests, with no signs of a problematic genetic mixing. Despite relatively low genetic differentiation the planting of *Ilex* from Dutch and Danish nurseries should be avoided. It remains open whether alpine *Ilex* has acquired genetic tolerance to low temperatures and frost events. Although survival at high elevations might suggest such adaptations, the timespan since postglacial recolonization seems too short.

2 Zusammenfassung

Im Jahr 2021 gelangte die Stechpalme (*Ilex aquifolium* L.) als "Baum des Jahres" für kurze Zeit ins Rampenlicht der Öffentlichkeit. Als einzige immergrüne (laurophylle) Baumart der mitteleuropäischen Flora ist *Ilex* von besonderem Interesse für Forstwissenschaft und Klimaforschung. So hatte der Zusammenhang zwischen Klimaerwärmung und "Laurophyllisierung" am Alpensüdrand, an der auch *Ilex* beteiligt ist, um die Jahrtausendwende Aufsehen erregt (Klötzli und Walther 1999). Bei den Recherchen zur Bedeutung dieses Phänomens nördlich der Alpen (Ewald 2021) gab die kaum untersuchte Sonderstellung der südbayerischen *Ilex*-Vorkommen fünf Fragen auf, die in diesem Band teilweise geklärt werden konnten.

Zur Klärung der Fragen 1-3 wurde in fünf Teilregionen 267 Stechpalmen-Vorkommen untersucht und mit Umweltvariablen aus dem Standortinformationssystem BASIS verschnitten. Frage 4 wurde durch Vergleich der aktuellen Verbreitung (Inventuren und Beobachtungen durch Bürgerwissenschaftler) mit historischen Funden von Sendtner (1854) aus der Kleinen Eiszeit nachgegangen. Genetische Analysen sollten helfen, einige zusätzliche Fragen zu beantworten. Dazu wurden verschiedene Stichprobendesigns und Sequenzierungstechniken gewählt: im Alpenraum wurden 50 Bäume aus Gärten und naturnahen Bereichen beprobt. Dies wurde kombiniert mit der Analyse von Herbarbelegen aus dem gesamten Verbreitungsgebiet

der Art von Marokko bis Dänemark. Von diesen Proben wurden mittels Sanger-Sequenzierung variable Bereiche im Plastiden- und Kern-Genom sowie drei hochvariable Mikrosatelliten-Regionen aus dem Kerngenom sequenziert. Mittels Illumina Sequenzierung wurden dann noch die kompletten Genome von 21 Proben gelesen. Damit sollten die Fragen unter 5. beantwortet werden.

1. Wie häufig ist *Ilex* in den Teilregionen des Wuchsgebiets Bayerische Alpen?

Die Stechpalme ist vom Bodensee bis in das Berchtesgadener Land und darüber hinaus in den österreichischen Randalpen bis zum Wienerwald verbreitet. Einem mehr oder weniger geschlossenen Areal zerstreuter, lokal individuenreicher Vorkommen in den Alpen (Kalkalpen, Flyschzone, Molassevorberge) stehen vereinzelte Vorposten im Alpenvorland gegenüber. Natürliche Vorkommen nördlich des Jungmoränengebiets sind in Bayern nicht bekannt, von Parks und Gärten aus kommt es jedoch auch im außeralpinen Bayern zu Verwilderungen.

2. Welche Standorte werden bevorzugt besiedelt?

In den Bayerischen Voralpen ist *Ilex* eine Begleitbaumart des montanen Bergmischwaldes (600-1100 m ü. NN) mit Vorposten im submontanen Buchenwald (min. 400 m ü. NN) mit Präferenz für mäßig geneigte bis steile, sonnexponierte Hanglagen.

Die Amplitude der Durchschnittstemperaturen der *Ilex*-Standorte in den Bayerischen Voralpen reicht von 4-9 °C (Vegetationszeit 11-17 °C) mit Präferenz für tief- bis mittelmontane Lagen mit 6-8 °C (Vegetationszeit 14-16 °C). Während die Januarmittel im ganzen Gebiet unterhalb der kritischen 0°-Isotherme liegen, sind lethale Barfrostereignisse <-22 °C am Hohenpeißenberg seit Beginn der Aufzeichnungen sporadisch, seit 1961 gar nicht mehr an Stationen in den Alpen im Jahr 2012 nachgewiesen worden. An den Wuchsorten fallen jährlich zwischen 900 und 2500 mm Niederschlag (Präferenz für 1400-1700 mm), mehr als die Hälfte davon in der Vegetationszeit, mehr als ein Drittel in den drei Sommermonaten.

Bevorzugt werden die an bewaldeten Hängen der Voralpen weit verbreiteten schluffigen Rendzinen mit hoher Basensättigung, daneben auch saure Braunerden auf Flysch- und Molassesandsteinen, während lehmig-tonige Stauwasserböden und Moore gemieden werden.

3. Welche Bestandesdichten und Dimensionen werden erreicht?

Stechpalmen wurden weit überwiegend in größeren oder kleineren Kollektiven (Gruppen von unterständigen Sträuchern und Kleinbäumen unter dem lockeren Schirm von Buchen, Fichten, Tannen und Bergahorn), nur in einem Viertel der Fälle als Einzelindividuen an Waldrändern oder im Offenland angetroffen.

Die größten Stechpalmen wiesen mit 10 m Höhe, 23 cm Brusthöhendurchmesser und Kronendurchmessern von 7 m bescheidene Dimensionen auf. Ein Erklärungsansatz für die Deckelung der Baumgröße sind die säkularen Frostereignisse von 1929 und 1956 mit flächendeckendem Absterben größerer Stechpalmen, nach denen eine Regeneration wahrscheinlich aus bodennahen Stock- und Wurzelausschlägen erfolgte.

4. Hat sich die Verbreitung im letzten Jahrhundert in höhere Lagen ausgedehnt?

Aufgrund ihrer straffen Beziehung zur Meereshöhe (0,48 °C pro 100 m) sind Mitteltemperaturen an Hand von Geländemodellen sehr gut regionalisierbar. In den vergangenen 170 Jahren haben die jährlichen Durchschnittstemperaturen an der Bergwetterstation Hohenpeißenberg um ca. 1,8 °C zugenommen, was auf geeigneten Böden einen Anstieg der Höhengrenzen um bis zu 375 m in den Bayerischen Alpen erwarten lässt. Der Vergleich der zwei exakt relokalisierbaren historischen Fundorte mit nahe gelegenen heutigen Höhenmaxima ergibt Anstiege von 219 m (entspricht ca. 1,1 °C) bzw. 474 m (ca. 2,3 °C). Der absolute Anstieg der beobachteten Höhengrenze in den Bayerischen Alpen (aktuell 1300 m im Mangfallgebirge, 44 km südöstlich des historischen Fundes am Blomberg, 907 m) beläuft sich auf 393 m (ca. 1,9 °C). Als endozoochor ausgebreitete Baumart mit breiter Standortsamplitude beweist die Stechpalme eine

bemerkenswerte Ausbreitungsfähigkeit. Durch den Klimawandel hat sich die Ausdehnung thermisch geeigneter Wuchsorte für die Stechpalme in den Bayerischen Alpen seit 1854 um das 2,4fache von 90.000 ha auf knapp 220.000 ha erhöht. Bei einer weiteren Erwärmung um 1 °C vergrößert sich die Standortnische auf 310.000 ha, bei 2 °C auf 370.000 ha. Mit einer weiteren Ausbreitung der Stechpalme in immer höhere Lagen ist also zu rechnen. Auch erscheint eine Verwendung von Stechpalmen bis in Höhen von ca. 1300 m sinnvoll.

5. Sind die Stechpalmen der Bayerischen Alpen gegenüber anderen europäischen Vorkommen genetisch differenziert? Werden in Gärten Stechpalmen gebietsfremder Herkunft verwendet? Ist die Verwendung gebietsheimischen Saat- und Pflanzguts zu empfehlen?

Die genetischen Daten zeigen nur minimale Unterschiede bei den üblicherweise variablen Bereichen im Plastiden- und Kerngenom. Selbst die Mikrosatelliten sind relativ wenig variabel und zeigen keine klare geographische Verteilung, die eine genetische Charakterisierung der Alpen-Stechpalmen erlauben würde. Die Gesamtgenomanalyse ergab aufgrund der großen Datenmenge eine bessere Auflösung. Allerdings zeigt sich auch hier keine sichere Trennung vom französischen Genotyp. Dies deutet auf Einwanderung von Westen in der jüngeren Vergangenheit hin, wobei aber zu berücksichtigen ist, dass nur eine einzige französische Stechpalme beprobt wurde. Sinnvoll wäre eine umfangreiche Probennahme in Frankreich, die sich von den Westalpen bis zum Atlantik und zum Mittelmeer erstrecken sollte, um hier ein genaueres Bild der genetischen Struktur der Stechpalmen-Populationen zu bekommen.

Nur vereinzelt gab es Hinweise auf Pflanzung gebietsfremder Stechpalmen in Gärten des Untersuchungsgebietes im Alpenraum. Die Mehrzahl der gepflanzten Stechpalmen wurde offensichtlich aus den Wäldern der näheren Umgebung entnommen. Dementsprechend gibt es auch keine deutlichen Anzeichen für potentiell problematische genetische Vermischung. Trotz der relativ geringen genetischen Unterschiede der Stechpalmen in ganz Mitteleuropa sollte dennoch vermieden werden, niederländisches oder dänisches Baumschulmaterial im Alpenraum zu pflanzen. Inwieweit bei den Alpen-Stechpalmen schon ein genetischer Anpassungsprozess an tiefe Temperaturen und Frostereignisse stattgefunden hat, bleibt offen. Obwohl die teilweise in sehr hohen Lagen gefundenen Individuen dies nahelegen, spricht die sehr kurze Zeitspanne seit der Wiederbesiedlung nach der letzten Eiszeit eher dagegen.

3 Steckbrief

Steckbrief Europäische Steckpalme (<i>Ilex aquifolium</i> L.)*	
Systematik	Art: <i>Ilex aquifolium</i> - Europäische Steckpalme Gattung: <i>Ilex</i> - Stechpalmen Familie: <i>Aquifoliaceae</i> - Stechpalmengewächse
Gestalt	meist strauchförmig, tlw. Baum bis 10-15 m; Blätter bis 10 cm, immergrün, elliptisch, grob stachelig gezähnt (tlw. im oberen Pflanzenteil ganzrandige Blätter (Heterophyllie), spiralig, derb; Pflanze zweihäusig (diözisch); Blüte 5-6, weiß-rosa, anderes Geschlecht jeweils verkümmert, insektenbestäubt; rote Steinfrüchte (7-10 mm); durch Vögel verbreitet, auch vegetative Vermehrung und Regeneration
Schutz	BArtSchV: besonders geschützte Art zu §1 Satz 1 Rote Liste Bayerns: gefährdet
Höchstalter	bis zu 500 Jahre
Genetik (Chromosomenzahl)	2 n = 40
Verbreitung (wildwachsend)	Außerhalb Deutschlands: Westeuropa von der Süd- und Westküste Norwegens bis Südeuropa und Nordafrika, in den Gebirgen bis zum Balkan Deutschland: Norden und Westen (Ostgrenze Odermündung bis Saarland, Pfälzer-, Oder- und Schwarzwald bis zum Hochrhein), im Süden nur in den Bayerischen Alpen Bayern: nur in den Bayerischen Voralpen und Alpen
Klimatische Ansprüche	Atlantisches Klima, milde Winter, regenreiche Sommer, Ostgrenze durch extreme Fröste (-22 °C) und Südgrenze durch Sommertrockenheit gekennzeichnet
Wasser und Boden	geringe Trockentoleranz, Bodennährstoffe wenig anspruchsvoll
Waldbau/Risiken	Nicht an bestimmte Waldgesellschaften gebunden, schattentolerant, bodensaure Eichen-Mischwälder, Eichen-Hainbuchenwälder, Silikat-Buchenwälder und bodensaure, mesotrophe Flattergras-Buchenwälder, Waldmeister-Buchenwälder auf Kalk in Bayern vor allem in den montanen Fichten-Tannen-Buchen-Bergmischwäldern der Kalkalpen
Artenvielfalt	Früchte von Vögeln gefressen, wenige Insekten an Blüten und Blättern
Verwendung	Schmuckreisig an christlichen Feiertagen, Holz gleichmäßige Struktur, relativ schwer, Drechslerarbeiten, in Gärten auch als Ziergehölz

* zusammengestellt aus Aas (2021), Ellenberg und Leuschner (2010), Ewald (2021), Sautter (2003) und Schmidt (2021)

4 Literatur

AAS, G. (2021): Die Europäische Stechpalme (*Ilex aquifolium*): Verbreitung, Morphologie und Ökologie. LWF Wissen 85, S. 7-13.

ELLENBERG, H.; LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart: Ulmer. 1333 S.

EWALD, J. (2021): Ausbreitung von *Ilex aquifolium* als Beitrag zur Laurophyllisierung mitteleuropäischer Wälder? LWF Wissen 85, S. 19-26.

KLÖTZLI, F.; WALTHER, G.-R. (Hrsg.) (1999): Conference on Recent Shifts in Vegetation Boundaries of Deciduous Forests, Especially Due to General Global Warming. Basel: Birkhäuser Basel (Monte Verità, Proceedings of the Centro Stefano Franscini Ascona).

SAUTTER, R. (2003): Waldgesellschaften in Bayern: Vegetationskundliche und forstgeschichtliche Darstellung der natürlichen und naturnahen Waldgesellschaften. Landsberg: ecomed. 224 S.

SCHMIDT, O. (2021): Die Stechpalme aus tierischer Sicht. LWF Wissen 85, S. 27-32.

SENDTNER, O. (1854): Die Vegetations-Verhältnisse Südbayerns nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie und mit Bezugnahme auf Landescultur. Literarisch-artistische Anstalt; 910 S., 18 Holzschnitte, 9 Tafeln, 1 Karte, München. <https://www.bavarikon.de/object/bav:BSB-MDZ-00000BSB10378582?cq=Sendtner%2C+Otto&p=1&lang=de>

Aktuelle Verbreitung und Standortansprüche der Stechpalme im bayerischen Voralpenraum

Michelangelo Olleck & Jörg Ewald*

Hochschule Weihenstephan-Triesdorf
Fakultät Wald und Forstwirtschaft
Institut für Ökologie und Landschaft
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 3
D-85354 Freising

* Korrespondierender Autor: joerg.ewald@hswt.de

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	19
1.1	Allgemeines.....	19
1.1	Hintergrund und Motivation.....	20
2	Material und Methoden	21
2.1	Untersuchungsgebiet	21
2.2	Datenerfassung im Gelände.....	23
2.3	Datenauswertung	24
3	Ergebnisse	26
3.1	Allgemein	26
3.2	Relief	28
3.3	Boden	29
3.4	Klima	32
3.5	Waldbestand	37
4	Diskussion	41
5	Literatur	43

1 Einleitung

1.1 Allgemeines

Als einzige immergrüne Baumart der bayerischen Flora gilt die Stechpalme (*Ilex aquifolium* L.) als relativ frostempfindliche Baumart und könnte zu den möglichen Gewinnerinnen im Klimawandel gehören. An das atlantische Klima mit milden Wintern und regenreichen Sommern angepasst, ist die Stechpalme in Westeuropa von der Süd- und Westküste Norwegens bis nach Nordafrika verbreitet (vgl. Abb. 1, Aas 2021). Callauch (1983, zitiert in Ellenberg und Leuschner 2010) begründet die östliche Verbreitungsgrenze durch extreme Fröste, die im Süden durch Sommertrockenheit. Skou et al. (2012) konnten an der dänischen Küste bereits eine Ausbreitung von *Ilex* beobachten, was auch durch die Studie von Bañuelos et al. (2003) bestätigt wurde und auch für andere nördliche Bereiche zutrifft (Walther et al. 2005). In Deutschland beschränken sich die natürlichen Vorkommen auf den nördlichen Teil Mecklenburg-Vorpommerns, die norddeutsche Tiefebene und erstrecken sich entlang des Rheins bis an die Schweizer Grenze. Die einzigen natürlichen Vorkommen Bayerns befinden sich am niederschlagreichen Alpenrand (Vollmann 1914; Aas 2021) und bilden zusammen mit den anschließenden österreichischen Vorkommen (Abb. 2) die östlichsten Vorposten nördlich der Alpen. In den abgelegenen Wäldern der Bayerischen Voralpen sind Stechpalmen mit hoher Wahrscheinlichkeit autochthon. *Ilex* ist in dieser Region aber auch eine beliebte Gartenpflanze, wobei der Ursprung der verwendeten Pflanzen und ihre Beziehung zu den Waldpopulationen unbekannt ist. Tschermak (1935) erwähnt, die Stechpalme sei in Vorarlberg örtlich ein "forstliches Unkraut" mit weiter Verbreitung und hohen Individuenzahlen. Inwieweit die Ausbreitungstendenz der Stechpalme in den Bayerischen Voralpen dem nordeuropäischen Trend folgt, ist ebenfalls ungewiss.

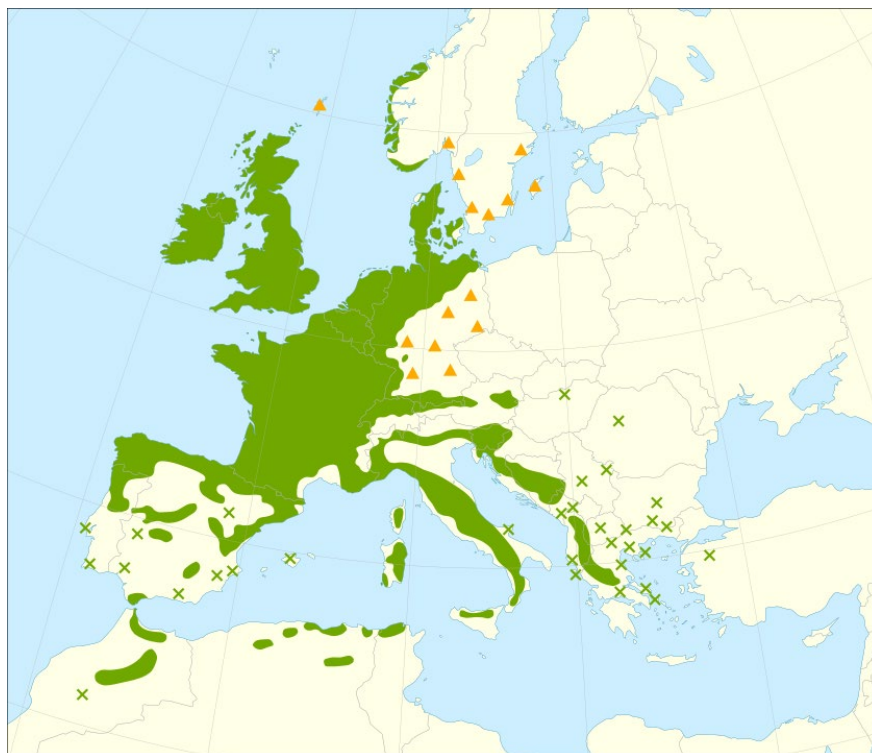


Abb. 1: Verbreitungskarte von *Ilex aquifolium* L. Die grünen Flächen zeigen das natürliche Verbreitungsgebiet der Stechpalme. Die grünen Kreuze geben isolierte Populationen an und die orangenen Dreiecke zeigen eingeführte und eingebürgerte (synanthrope) Vorkommen. (Die Karte wurde durch die European Commission Joint Research Centre (teilweise auf Grundlage der EUFORGEN Karte) entwickelt und freigegeben (CC-BY 4.0). Quelle: Caudullo et al. (2017)).

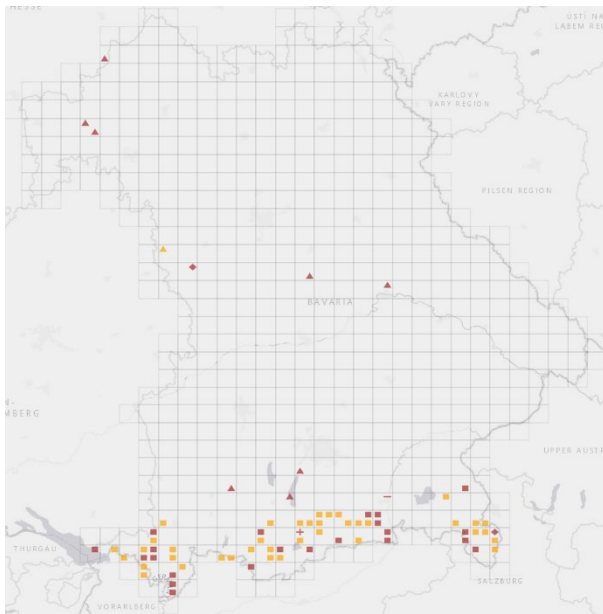
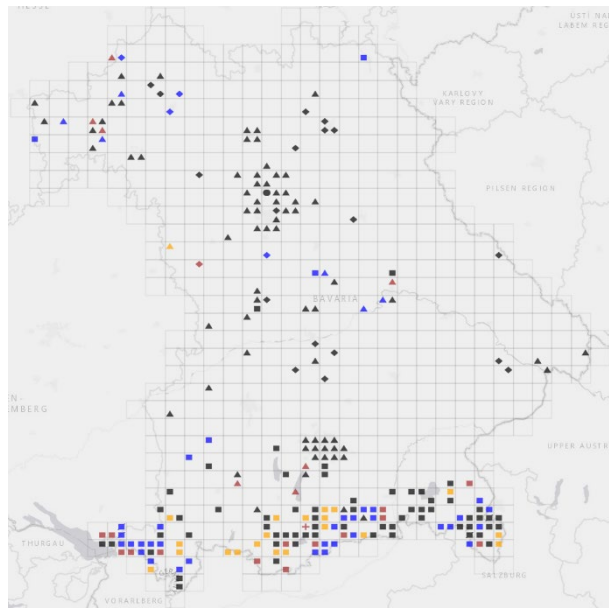
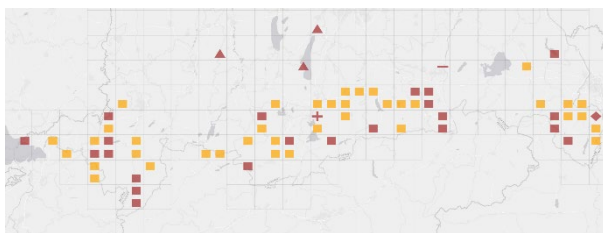
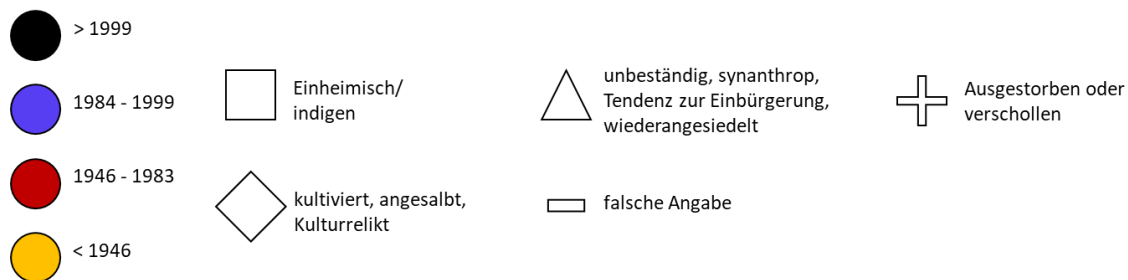
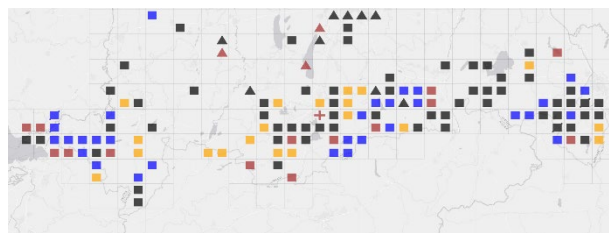
Ilex in Bayern bis 1970*Ilex* in Bayern bis 2022*Ilex* in Südbayern bis 1970*Ilex* in Südbayern bis 2022

Abb. 2: Historische und aktuelle Stechpalmen-Funde aus der Bayernflora im Vergleich (Arbeitsgemeinschaft Flora von Bayern – www.bayernflora.de).

1.1 Hintergrund und Motivation

Die Stechpalme ist im Oktober 2020 vom Fachbeirat der Dr. Silvius-Wodarz-Stiftung zum Baum des Jahres 2021 gewählt worden. Diese Wahl bot Anlass, sich näher mit dem bayerischen *Ilex*-Vorkommen auseinanderzusetzen und die genaue Verbreitung, Standortansprüche, potentielle waldbauliche Bedeutung sowie deren Schutzbedürftigkeit zu klären. In diesem Teilprojekt war daher das Hauptziel, die aktuelle Verbreitung in den Bayerischen Alpen zu untersuchen. Anschließend an diese Fragestellung sollte geklärt werden, auf welchen Standorten die Stechpalme zu finden ist, um welche Waldgesellschaften es sich handelt und ob es sich um Naturverjüngung oder Anpflanzungen handelt. Die Frage nach der Ausbreitungstendenz sollte durch gezielte Erfassung von möglichen Indikatoren ebenfalls beantwortet werden. Die Beantwortung

dieser Forschungsfragen münden in Empfehlungen für die Praxis, um mögliche Pflege- und Schutzmaßnahmen sowie eine waldbauliche Nutzung zu erleichtern.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet umfasst die Bayerischen Voralpen und erstreckt sich gemäß Foerst und Kreutzer (1977) über die Wuchsgebiete 14 (Schwäbisch-Bayerische Jungmoräne und Molassevorberge) und 15 (Bayerische Alpen). Unter Wuchsgebiet versteht man eine Großlandschaft, welche sich durch ihre geomorphologische Ausprägung, ihr Klima sowie ihre Landschaftsgeschichte von anderen abgrenzt (Walentowski et al. 2020). Das Untersuchungsgebiet lässt sich nach dieser Definition in weitere (Teil-) Wuchsbezirke einteilen (Tab. 1 und Tab. 2).

Tab. 1: Übersicht der Wuchsgebiete und -bezirke des Untersuchungsgebietes (nach Walentowski et al. 2020). Buchstaben in Klammern zeigen die zugeordneten Großregionen (vgl. Abschnitt 2.2): AL = Allgäu, WF= Werdenfelser Land, MF = Mangfallgebirge, CH= Chiemgauer Alpen und BG=Berchtesgadener Alpen.

Wuchsgebiet	Wuchsbezirk	Teilwuchsbezirk
14: Schwäbisch-Bayerische Jungmoräne und Molassevorberge	14.1: Bayerische Bodenseelandschaft (AL)	
	14.2: Westallgäuer Hügelland (AL)	
	14.3: Schwäbische Jungmoräne und Molassevorberge (AL)	
	14.4: Oberbayerische Jungmoräne und Molassevorberge	14.4/1: Westliche kalkalpine Jungmoräne (AL, WF, MF) 14.4/2: Inn-Jungmoräne (MF, CH) 14.4/3: Östliche kalkalpine Jungmoräne (CH, BG)
15: Bayerische Alpen	15.1: Kürnacher Molassebergland (AL)	
	15.2: Allgäuer Molassevoralpen (AL)	
	15.3: Allgäuer Flysch- und Helvetikumvoralpen (AL)	
	15.4: Oberbayerische Flysch-Voralpen	15.4/1: Ammergauer Flyschberge (WL) 15.4/2: Tegernseer Flyschberge (WL, MF) 15.4/3: Teisendorfer Flyschberge (CH, BG)
	15.5: Mittlere Bayerische Kalkalpen (AL, WL,MF)	
	15.6: Chiemgauer Alpen und Saalforstamt St. Martin* (CH, BG)	
	15.7: Allgäuer Hochalpen (AL)	
	15.8: Karwendel und Wettersteinmassiv (WL)	
	15.9: Berchtesgadener Hochalpen (BG) und Saalforstamt St. Martin*	15.9/1: Leoganger Schieferberge*

* Das Gebiet der in Österreich gelegenen Saalforsten wurde in diesem Projekt nicht berücksichtigt.

Tab. 2: Übersicht der Wuchsgebietsgliederung und deren natürliche Baumartenzusammensetzung, Basenangebot, Klimatönung und Höhenstufen (gemäß Walentowski et al. 2020). Erläuterungen gemäß der vorgenannten Quelle: Die Hauptbaumarten werden durch einen Bindestrich getrennt. Baumartengruppen von Sonderstandorten werden mit einem „/“ verbunden. Eingeklammerte Baumarten werden für beschränkt verbreitete Waldgesellschaften verwendet. Kommen aufgrund der hohen Variabilität mehrere Waldgesellschaften mit unterschiedlichen Hauptbaumarten vor, werden diese durch ein „+“ getrennt. Richtet sich diese Verbreitung nach Höhenstufen, wird das „+“ durch ein „\\“ ersetzt.

Wuchsraum Schwäbisch-Bayerische Jungmoräne und Molassevorberge (WG14)						
	14.1	14.2	14.3	14.4/1	14.4/2	14.4/3
<i>Natürliche Baumartenzusammensetzung</i>	Bu-Ta	Bu-Ta-(Fi) + (Elbh) + Fi + Es/SEr	Bu-Ta-(Fi) + (Elbh) + Fi + Es/SEr	Bu-Ta-(Fi) + (Elbh) + Fi + Es/SEr	Bu-Ta-(Fi) + (Elbh) + Fi + Es/SEr	Bu-Ta-(Fi) + (Elbh) + Fi + Es/SEr
<i>Basenangebot</i>	hoch	mittel und hoch	mittel und hoch	mittel und hoch	mittel und hoch	mittel und hoch
<i>Klimatönung</i>	präalpid	präalpid	präalpid	präalpid	präalpid	präalpid
<i>Höhenstufe</i>	kollin bis tiefmontan	tiefmontan bis tiefmontan-montan	tiefmontan-montan	tiefmontan bis montan	tiefmontan bis tiefmontan-montan	tiefmontan bis tiefmontan-montan

Wuchsraum Bayerische Alpen (WG15)						
	15.1	15.2	15.3	15.4/1	15.4/2	15.4/3
<i>Natürliche Baumartenzusammensetzung</i>	Ta-Bu-Fi	Fi-Ta-Bu\\ Fi + Lat	Fi-Ta-Bu\\ Fi + GrüEr + Lat	Fi-Bu-Ta\\ Fi	Fi-Ta-Bu	Fi-Ta-Bu
<i>Basenangebot</i>	intermediär	hoch	intermediär	hoch	intermediär	intermediär
<i>Klimatönung</i>	präalpid	alpid	alpid	alpid	alpid	alpid
<i>Höhenstufe</i>	tiefmontan bis montan	tiefmontan bis hochmontan	tiefmontan bis hochmontan	tiefmontan bis tiefsubalpin	tiefmontan bis hochmontan	tiefmontan bis hochmontan

Fortsetzung: Bayerische Alpen (WG15)						
	15.5	15.6	15.7	15.8	15.9	15.9/1
<i>Natürliche Baumartenzusammensetzung</i>	Fi-Bu Ta\\ Lat + Fi Kie	Bu-Fi-Ta\\ Lat + Fi	Fi-Bu-Ta\\ GrüEr + Fi + Lat	Fi-Bu-Ta\\ Lat + Fi + Zir/Lä	Bu-Ta-Elbh\\ Fi-Bu-Ta\\ Fi\\Zir/ Lä + Fi + Lat	Fi-Ta-Bu\\ Fi + GrüEr + Lat
<i>Basenangebot</i>	hoch	hoch	hoch	hoch	hoch	gering
<i>Klimatönung</i>	alpid	alpid	alpid	alpid	alpid	alpid
<i>Höhenstufe</i>	tiefmontan bis alpin	tiefmontan bis tiefsubalpin	tiefmontan bis alpin	tiefmontan bis subnival	submontan bis alpin	montan bis subalpin

Die Gesamtfläche des Untersuchungsgebietes beträgt ca. 11.500 km² (Abb. 3). Legt man die tatsächliche Nutzung (Kategorien Wald und Gehölze) der Bayerischen Vermessungsverwaltung (LDBV) als Walddecker zugrunde, ergibt sich ein Bewaldungsanteil von 42%. Die Höhenamplitude der beiden Wuchsgebiete reicht von 360 m im nördlichen Salzachtal in bis 2.963 m am Zugspitzgipfel. Aufgrund des Alpenstaus zeigt sich bei den Niederschlagssummen ein deutlicher Nord-Südgradient, welcher von 880 bis 2.800 mm ansteigt (Kölling 2005). Die Jahresdurchschnittstemperaturen sind im Bereich von 2 bis 9°C, wobei letztere nur im Bereich des Bodensees erreicht werden (Kölling 2005). Im Gegensatz zu Mittelwerten liegen Daten zu Extremereignissen nicht in regionalisierter Form vor, können jedoch aus den tagesgenauen Datenarchiven

des Deutschen Wetterdienstes abgefragt werden. Geologisch ist das Untersuchungsgebiet ebenfalls sehr vielfältig. Der nördliche Teil wird geprägt von Jungmoränen und vereinzelt eiszeitlichen Flussschottern sowie Molassevorkommen. Das Wuchsgebiet 15 gliedert sich von Norden nach Süden in Molasse- (Sand- und Mergelsteine, Nagelfluh), Flysch- (Tonsteine, Mergel und Sandsteine), Helvetikum- (Hartkalke, Sandsteine, Mergel) und kalkalpine Zone (Kalke, Dolomite, Mergel). Bedingt durch die Vergletscherung (van Husen 1987) und den daraus folgenden Gletscherschurf finden sich im Kalkalpin vorwiegend junge und flachgründige Böden (Baier 2015). Relief, Klima und Substratvielfalt bedingen ein diverses Mosaik der Standorte und Waldgesellschaften, die von Moorwäldern über Bergmischwälder bis hin zu subalpinen Latschen-Krummholzgebüsch reichen (Walentowski et al. 2020).

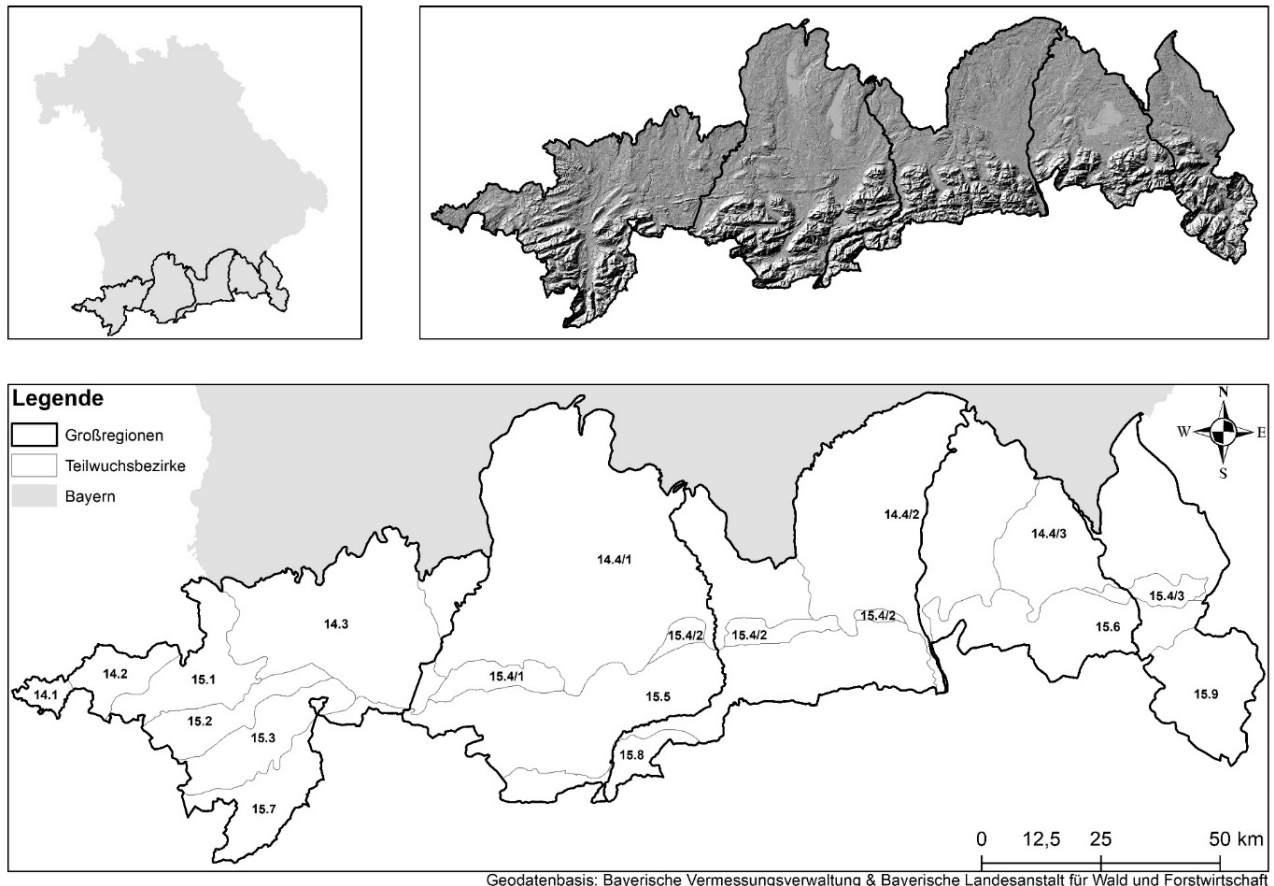


Abb. 3: Lage, Topografie und die Teilwuchsbezirke des Untersuchungsgebiets im Überblick.

2.2 Datenerfassung im Gelände

Das Untersuchungsgebiet wurde in fünf Großregionen untergliedert (Abb. 3). Zur Einteilung dienten die Außengrenzen der Wuchsgebiete 14 und 15 sowie die Flüsse Lech, Isar, Inn und Vordere Schwarzach in Verbindung mit der Bundesstraße B305. Die Geländearbeit erfolgte in der Vegetationsperiode 2021 im Rahmen von fünf Bachelorarbeiten (Freudling 2022; Haberl 2021; Klages 2021; Zähring 2021; Zirngibl 2021). Innerhalb dieser Teilgebiete erfolgte eine einheitliche Erfassung der Einzelbaum- und Bestandesdaten in Anlehnung an die Arbeit von Hackl (2014), um die Kompatibilität zwischen den Regionen zu gewährleisten.

Da aufgrund der Größe des Gebietes ein flächiges Absuchen unmöglich war, wurde bestehenden Hinweisen zu *Ilex*-Vorkommen nachgegangen. Die Hinweise von ortskundigen Personen erwiesen sich überwiegend als sehr zuverlässig. Ergänzt wurden diese Daten durch Informationen aus der "Bayernflora"

(www.bayernflora.de) und der "Biotopkartierung" (www.lfu.bayern.de/natur/biotopkartierung) sowie Portalen wie "BAYSICS" (www.baysics.de) oder "iNaturalist" (www.inaturalist.org), wobei oft ungenaue Angaben das Aufsuchen erschwerten. Neben Heckenstrukturen und Wäldern wurden in jeder Großregion gezielt Stechpalmen-Exemplare in Gärten aufgesucht. Diese kultivierten Individuen sollten möglichst mit wildwachsenden Pflanzen ein Transekt (kultiviert-verwildert-wild) bilden, aus welchem je drei Exemplare für genetische Untersuchungen beprobt wurden (vgl. Gibis et al. 2022 in Kapitel IV und Ortiz et al. 2022 in Kapitel V).

Erfasste Stechpalmen wurden inkl. Foto mittels der iNaturalist-App eingemessen und dokumentiert. Durch das Foto konnten die Funde nachträglich in iNaturalist verifiziert werden, was eine hohe Datenqualität (Kategorie "Hobbyqualität" vs. "Forschungsqualität") gewährleistet. Neben der Verortung und der fotografischen Dokumentation wurden die in Tab. 3 genannten Parameter im Gelände erfasst.

Tab. 3: Übersicht der im Gelände erhobenen Kenngrößen.

Parameter	Details
<i>Lage</i>	
Koordinaten	mittels GPS oder Mobiltelefon
Fundort	Landkreis, Gemeinde, Nähe zum Ort
Landschaft	Wald, Garten, Hecke
Informationsquelle	woher kam die Information des Wuchsortes
<i>Waldbestand</i>	
umliegender Bestand	Alter, Kronenschlussgrad, Bestandesstruktur, Baumschicht, Strauchschicht, Verjüngung
Vegetationsdeckung	schichtweise Abschätzung
Relief	Exposition, Hangneigung, Meereshöhe
<i>Stechpalmenfund</i>	
Art des Vorkommens	einzelnes Individuum, kleines Kollektiv <225 m ² , großes Kollektiv >225 m ²
Anzahl Individuen in Abhängigkeit der Wuchshöhe	innerhalb der Höhenklassen < 1 m, 1 - 3 m und > 3 m
Habitus	baum- oder strauchförmig, Mehrstämmigkeit
Wuchshöhe	mittels Meterstab oder Vertex [m]
Brusthöhendurchmesser	in 130 cm Höhe mittels Kluppe [cm]
Krone	Kronenansatzhöhe [m] und -durchmesser [m]
Vitalität	in Anlehnung an Roloff (2001)
Schäden	durch Frost, Verbiss, etc.
soziale Stellung	Baumklasse nach Kraft
Fruktifizierung	Früchte vorhanden: Ja/Nein
Geschlecht	anhand von Früchten und Blüten
Begründungsart	Pflanzung, Naturverjüngung, etc.; Nachfrage bei Experten vor Ort
Lage im Waldbestand	Waldrand, Bestandesinnere, etc.

2.3 Datenauswertung

Zur Einschätzung des forstlichen Standortes wurde durch die Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF) an den erfassten Wuchsort-Koordinaten ein Durchstich im Bayerischen Standortinformationssystem (BaSIS) durchgeführt. Mittels des Präferenzindex nach Ewald (2004, 2007)

wurde untersucht, inwieweit wildwachsende Vorkommen der Stechpalme an standörtliche Bedingungen (Relief, Boden, Klima, vgl. Tab. 4) gebunden sind. Der Index setzt die Verteilung der Fundorte nach Standorten in Beziehung zur flächenmäßigen Ausdehnung derselben im gesamten Untersuchungsgebiet und nimmt positive (Präferenz) und negative Werte (Vermeidung) an. Als Referenzfläche wurde bei der Berechnung der Indizes der Walddecker aus dem BaSIS-Projekt B72 der LWF verwendet. Nur die Kenngrößen Meereshöhe, Hangneigung und Hangrichtung, welche aus dem Digitalen Geländemodell mit 25 m Auflösung (DGM25) der Bayerischen Vermessungsverwaltung abgeleitet wurden, beziehen sich auf die Fläche der tatsächlichen Nutzung (LDBV) mit den Kategorien Wald und Gehölz. Statistische Unterschiede zwischen den Gruppen (>2) wurden mittels Kruskal-Wallis-Test geprüft. Führt diese Tests zu signifikanten Unterschieden, wurde ein Wilcoxon-Rangsummen-Test als Post-hoc-Test durchgeführt. Als Methode wurde die Korrektur nach Benjamini und Hochberg (1995) verwendet.

Tab. 4: Datenübersicht zur Berechnung der Präferenzindizes.

Kenngröße	Quelle	Bemerkung
Jahresdurchschnittstemperatur (°C)	Bayer. Standortinformationssystem (BaSIS)	Klimadaten 1971-2000 Klassen: 1°C-Schritte
Durchschnittstemperatur (°C) in der forstl. Vegetationsperiode	BaSIS	von Mai bis Sept., Klimadaten 1971-2000 Klassen: 1°C-Schritte
Durchschnittstemperatur (°C) des meteorolog. Sommers	BaSIS	von Juni bis Aug., Klimadaten 1971-2000 Klassen: 1°C-Schritte
Jahresniederschlagssumme (mm)	BaSIS	Klimadaten 1971-2000 Klassen: 100 mm-Schritte
Niederschlagssumme (mm) in der forstl. Vegetationsperiode	BaSIS	von Mai bis Sept., Klimadaten 1971-2000 Klassen: 100 mm-Schritte
Niederschlagssumme (mm) des meteorolog. Sommers	BaSIS	von Juni bis Aug., Klimadaten 1971-2000 Klassen: 100 mm-Schritte
Bodentyp	BaSIS	Gruppen: A/C-Böden; Braunerden; Moorböden; O/C-Böden; Stauwasserböden
nutzbare Feldkapazität (mm)	BaSIS	über die Profiltiefe Klassen: 0-50 mm; 50-100 mm; 100-150 mm; 150-200 mm; 200-300 mm; 300-700 mm
Hauptbodenart	BaSIS	ermittelt aus Sand- Schluff- und Tongehalt anhand des Bodenartendreiecks der Arbeitskreis Standortkartierung (2016) Klassen: Lehm; Ton; Schluff; Sand
Basensättigung (%)	BaSIS	des oberen Mineralbodens bis 30 cm Bodentiefe Klassen: 0-30%; 30-60%; 60-90%; 90-100%
Basensättigungstyp	BaSIS	Tiefenverlauf der Basensättigung nach Kölling (2010) Klassen: 1+ sehr basenreich; 1- sehr basenreich, geringes Kaliumangebot; 2 basenreich; 3 mittelbasisch; 4 basenarm; 5 sehr basenarm;
Skelettgehalt [Vol-%]	BaSIS	Klassen: 0-25%; 25-50%; 50-100%
Höhe NN (m)	BaSIS, Landesamt f. Vermessung und Geoinformation	Digitales Geländemodell 10 m Auflösung Klassen: 100 m-Schritte
Hangneigung	Landesamt f. Vermessung und Geoinformation	Digitales Geländemodell 25 m Auflösung Klassen: 0-5°; 5-15°; 15-30°; >=30°
Hangrichtung	Landesamt f. Vermessung und Geoinformation	Digitales Geländemodell 25 m Auflösung achtteilige Gliederung

Neben der Auswertung der durchschnittlichen Temperaturen wurden auch die extremen Frostereignisse der letzten Jahrzehnte näher untersucht. Diese außergewöhnlichen Fröste, welche bei der Stechpalme ab -22 °C (Ellenberg und Leuschner 2010) und nach Sakai (1981) ab -18 °C limitierend sind, wurden durch täglich aufgelöste Daten des Deutschen Wetterdienstes (DWD) für die Zeiträume 1990 bis 2021 ausgewertet. Zur Abbildung eines Höhengradienten, fiel die Auswahl der Stationen auf Rosenheim (442 m ü. NN), Garmisch (719 m ü. NN) und Mittenwald (984 m ü. NN), da diese für den Zeitraum entsprechende Werte ohne größere Datenlücken aufwiesen. Neben der Lufttemperatur in 2 m Höhe wurde auch die in 5 cm über dem Boden ausgewertet und jeweils die jährliche absolute Minimumtemperatur sowie die Anzahl der Frosttage unterhalb den Schadgrenzen ermittelt. Die Station Hohenpeißenberg (977 m ü. NN) zeichnet seit 1781 meteorologische Daten auf und ist die älteste Bergwetterstation der Welt. Für diese Station ließen wir die Zeitreihe so weit wie möglich zurückreichen, da die Frostjahre 1928/29, 1940/41 und 1956 ebenfalls einen Einfluss auf die Stechpalmenvorkommen in den Bayerischen Alpen haben könnten.

3 Ergebnisse

3.1 Allgemein

Insgesamt wurden 267 (Allgäu: $n = 44$, Werdenfeller Land: $n = 59$, Mangfallgebirge: $n = 59$, Chiemgauer Alpen: $n = 62$, Berchtesgadener Land: $n = 44$) Untersuchungspunkte erfasst, wobei die fünf Großregionen jeweils gut abgedeckt werden konnten (Abb. 5). Es wurden 39 Funde in Gärten erfasst. Die restlichen teilten sich in Wald bzw. Waldränder ($n = 200$) und Offenland ($n = 28$) auf.

Neun Aufnahmepunkte lagen außerhalb der Wuchsgebiete 14 und 15 und wurden daher für die Verbreitungsauswertung verworfen. 81% der Funde wurden aufgrund von Hinweisen gemacht. Bei 16 Hinweisen auf *Ilex*-Vorkommen konnten keine Exemplare mehr aufgefunden werden. Diese verteilten sich über die Regionen Weilheim i. OB ($n = 6$), Miesbach ($n = 2$) und Traunstein ($n = 8$).

Die meisten Stechpalmen kamen in den Bayerischen Voralpen in Kollektiven vor und nur ein Viertel als einzelne Individuen (Abb. 4 links). Mit knapp 45% der Aufnahmen lag der Schwerpunkt auf gemeinschaftlichem Vorkommen mit $>225\text{ m}^2$ Fläche, welche insbesondere in tieferen Lagen zu finden sind (Abb. 4 rechts).

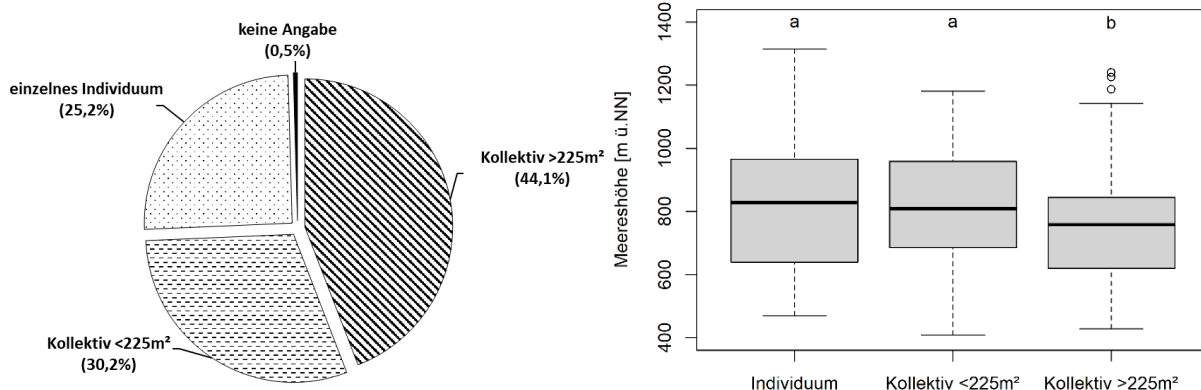


Abb. 4: Individuelle und kollektive Vorkommen der Stechpalme im Gebiet (links) und nach der Höhenlage unterschieden (rechts, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante ($\alpha=0,05$) Unterschiede nach *Kruskal-Wallis-Test* und *Post-hoc Wilcoxon-Rangsummen-Test mit Korrektur nach Benjamini und Hochberg (1995)*).

Ein Vergleich der Projektfunde (Abb. 5) mit denen der Bayernflora (Abb. 2) lässt erkennen, dass die Verteilung der Stechpalmen-Hotspots gut übereinstimmen und die Art im gesamten deutschen Voralpenraum verbreitet ist.

Aufgrund mangelnder Blüten war es nur an wenigen Exemplaren möglich, die Geschlechter der diözischen Stechpalme zu bestimmen. Daher konnte aus den erfassten Daten keine sichere Geschlechterverteilung bestimmt werden.

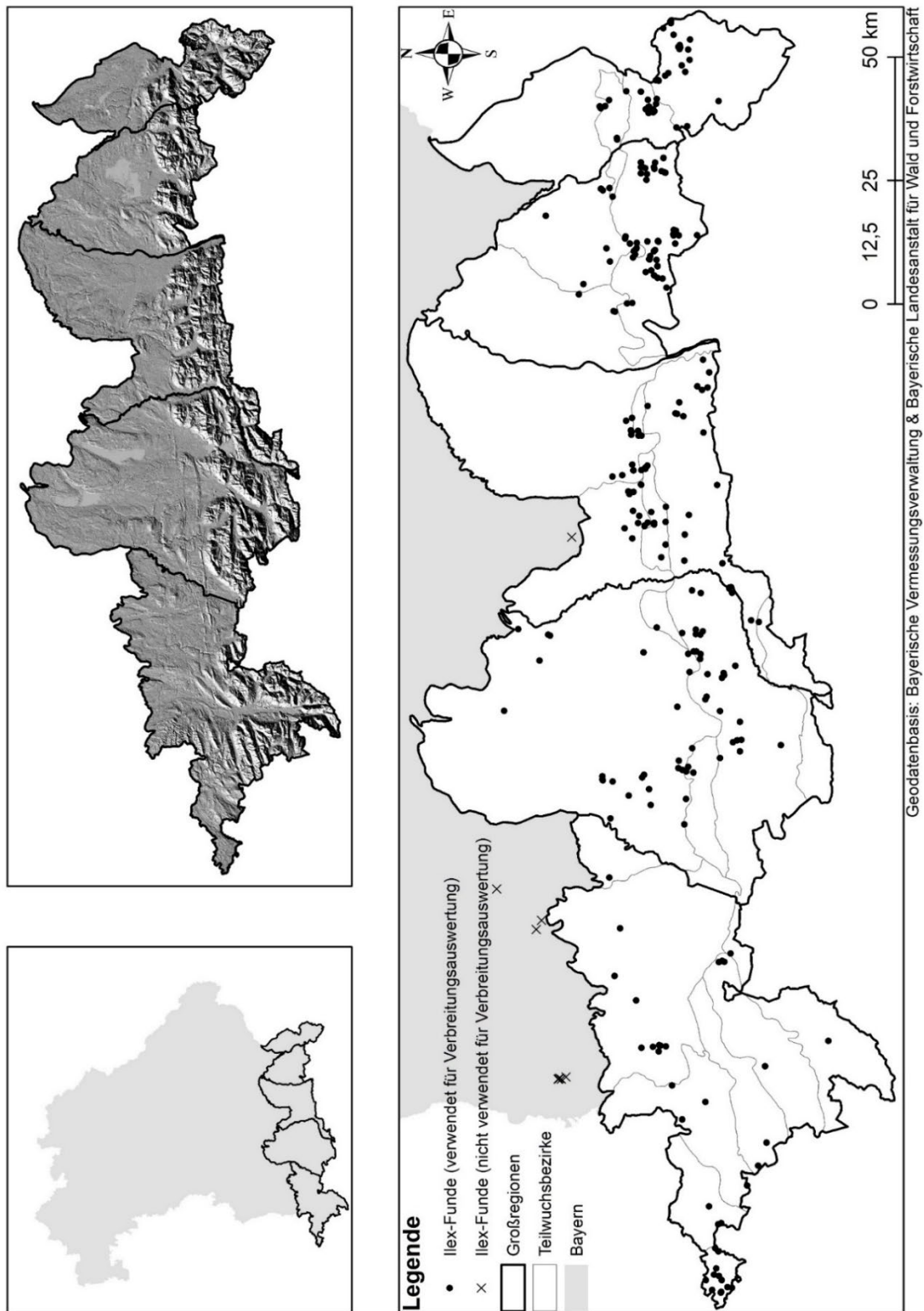


Abb. 5: Die Lage der Ilex-Funde im Untersuchungsgebiet.

3.2 Relief

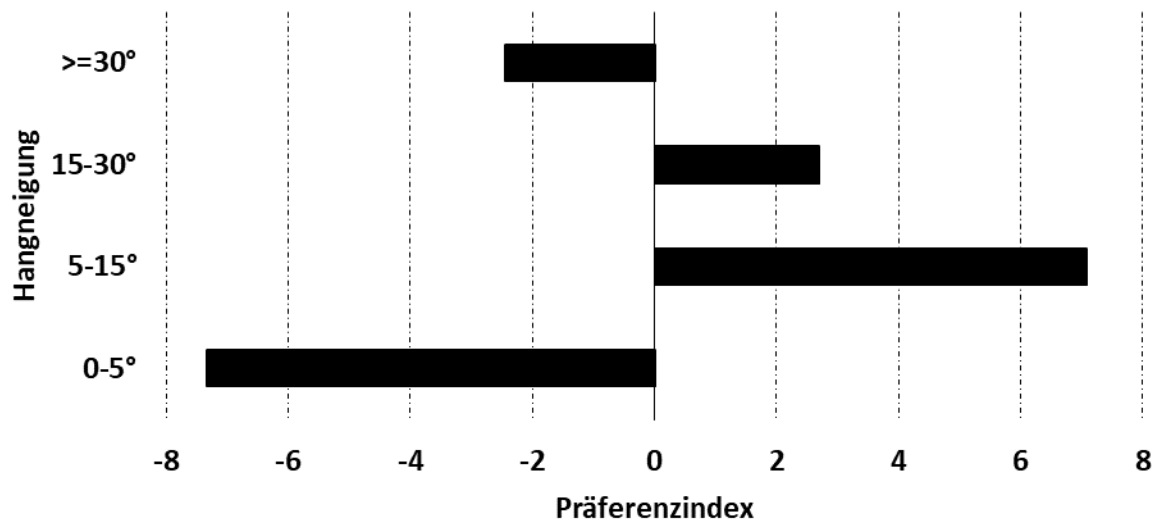


Abb. 6: Präferenzindizes der Stechpalme für die Hangneigung im gesamten Untersuchungsgebiet.

Die reliefbedingten Präferenzen von *Ilex aquifolium* L. liegen im Untersuchungsgebiet in den Bereichen der „mittel geneigten“ (5-15°) bis „steilen Hanglagen“ (15-30° gemäß Arbeitskreis Standortkartierung 2016), während sowohl ebene als auch schroffe Lagen eher gemieden werden (Abb. 6). Bei der Betrachtung der Hangrichtung zeigt sich eine klare Vorliebe für Südost-Südwest-Expositionen, wohingegen nord- und nordost- und ostexponierte Lagen gemieden werden (Abb. 7).

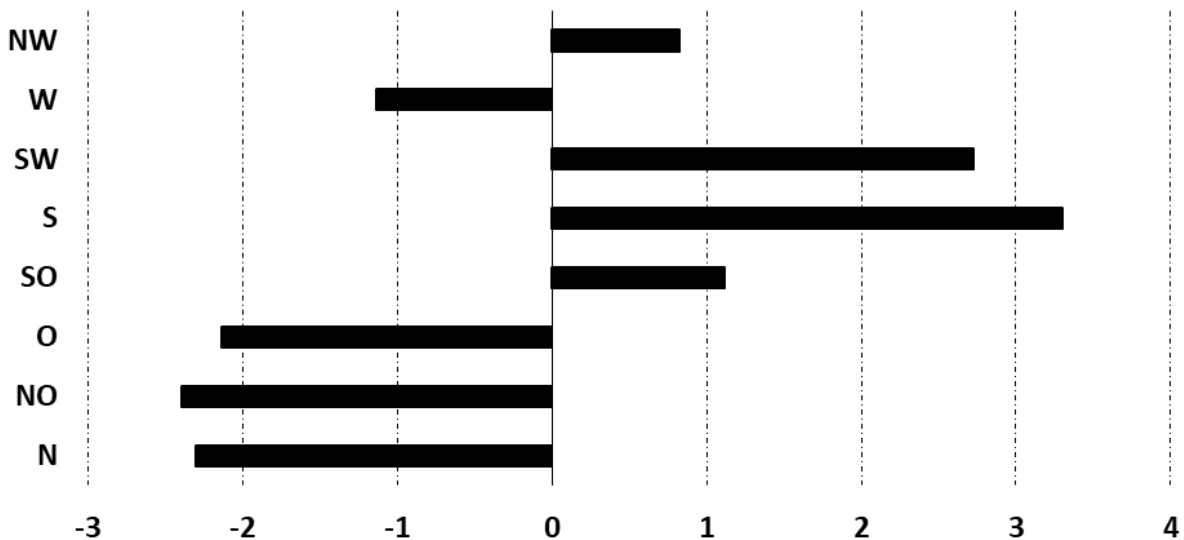


Abb. 7: Expositions-Präferenzen von *Ilex aquifolium* L. im Untersuchungsgebiet.

3.3 Boden

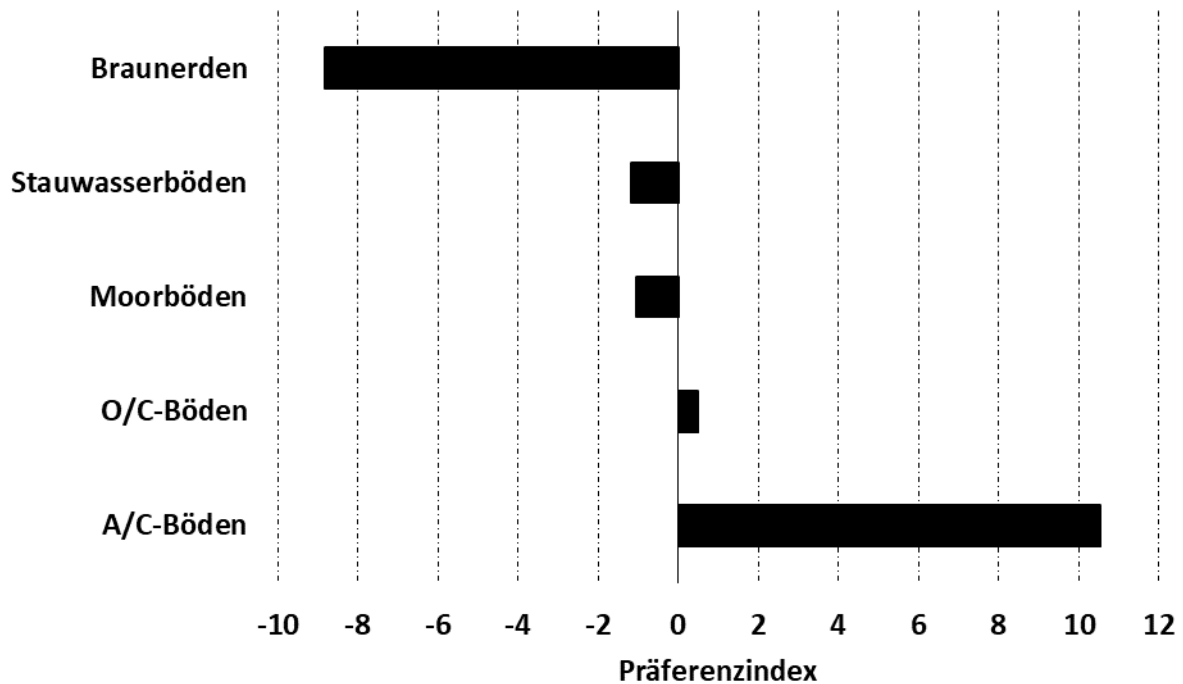


Abb. 8: Präferenzindizes von *Ilex aquifolium* L. für zusammengefasste Bodentypengruppen im Untersuchungsgebiet.

Den Schwerpunkt für die Verbreitung der Stechpalme stellen A/C-Böden (Rendzinen, Ranker) und mit größerem Abstand O/C-Böden dar (Abb. 8). Wasserbeeinflusste Böden werden weniger gerne besiedelt und Braunerden deutlich gemieden. Die Verbreitung der Stechpalme zeigt bei den Hauptbodenarten ein klares Bild (Abb. 9). Der absolute Schwerpunkt liegt hier bei den schluffigen Böden. Ton und Lehme werden gemieden und Sand nimmt eine intermediäre Stellung ein.

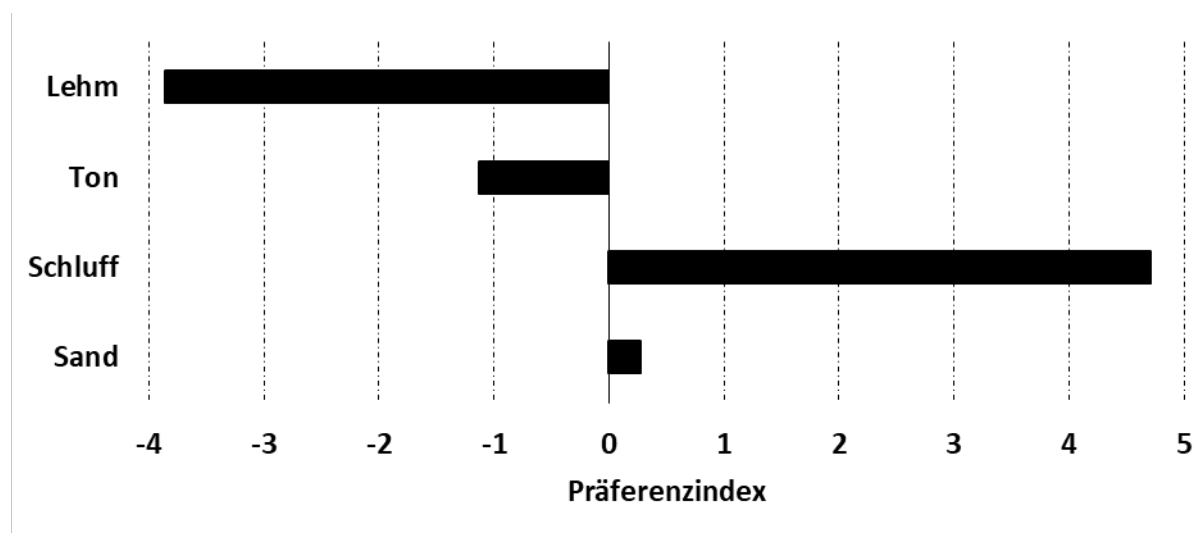


Abb. 9: Präferenzindizes von *Ilex aquifolium* L. für Hauptbodenart im Untersuchungsgebiet.

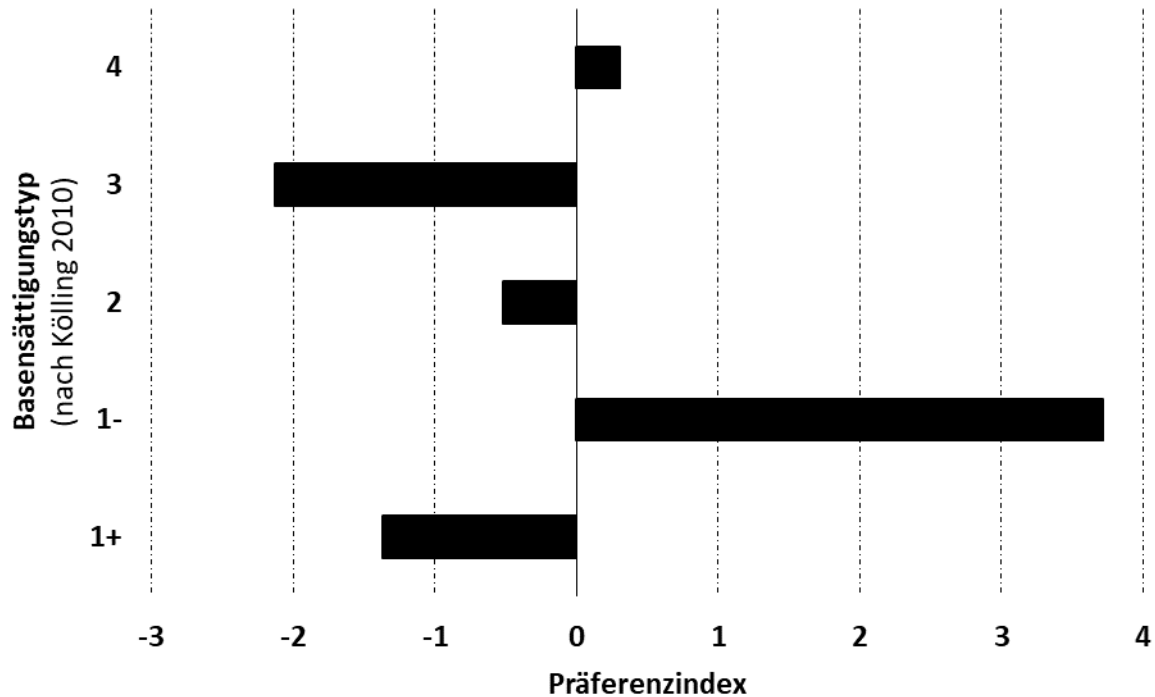


Abb. 10: Präferenzindizes von *Ilex aquifolium* L. für den Basensättigungstyp nach Kölling (2010) im Untersuchungsgebiet. Typ 1 wurde nochmals zusätzlich differenziert, wobei bei Typ 1- die Kaliumvorräte < 400 kg/ha betragen (vgl. Klassen in Tab. 4).

Die Stechpalme zeigt im Gesamtprofil als auch im mineralischen Oberboden bis 30 cm Tiefe eine klare Vorliebe für gut basenversorgte Böden (Abb. 10 und 11), kommt aber vereinzelt auch auf Böden mit tiefreichender Bodenversauerung vor.

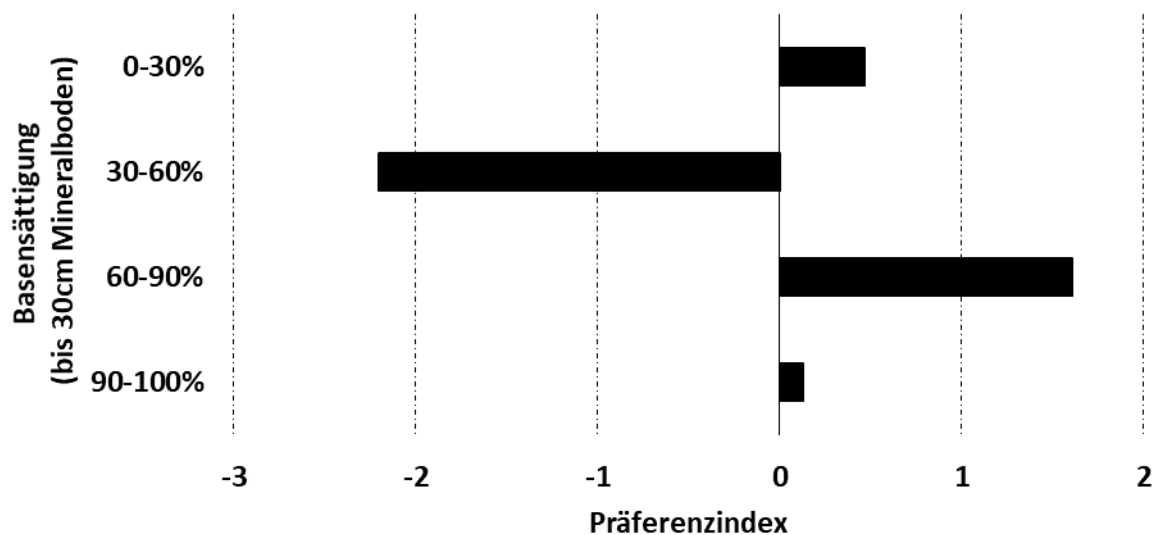


Abb. 11: Präferenzen der Stechpalme für die Basensättigung des oberen Mineralbodens bis 30 cm Tiefe.

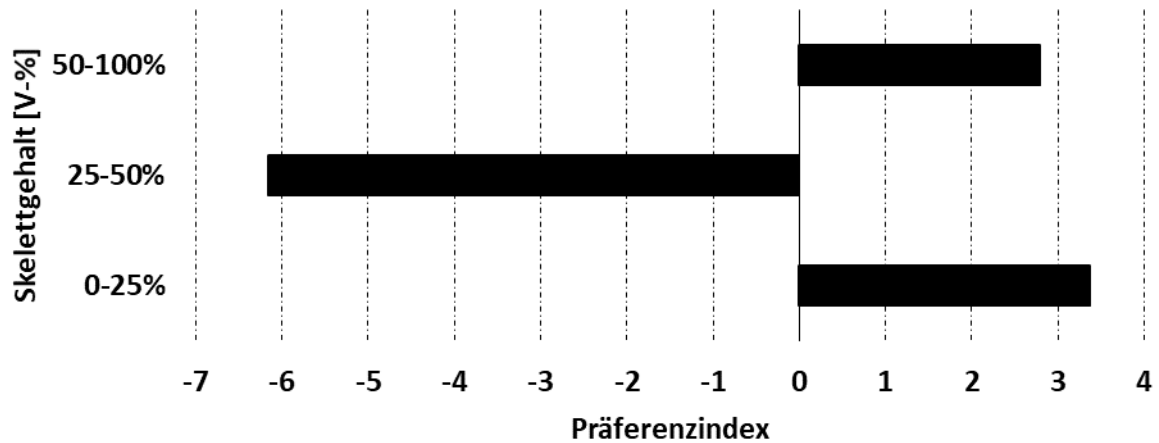


Abb. 12: Präferenzindizes von *Ilex aquifolium* L. für den Skelettgehalt über die gesamte Profiltiefe im Untersuchungsgebiet.

Die Stechpalme zeigt bei dem Skelettgehalt der Böden eine bimodale Verteilung, in welcher die skelettarmen und -reichen Standorte bevorzugt werden (Abb. 12). Ein ähnliches Bild ist bei der nutzbaren Feldkapazität des gesamten Profils zu erkennen (Abb. 13).

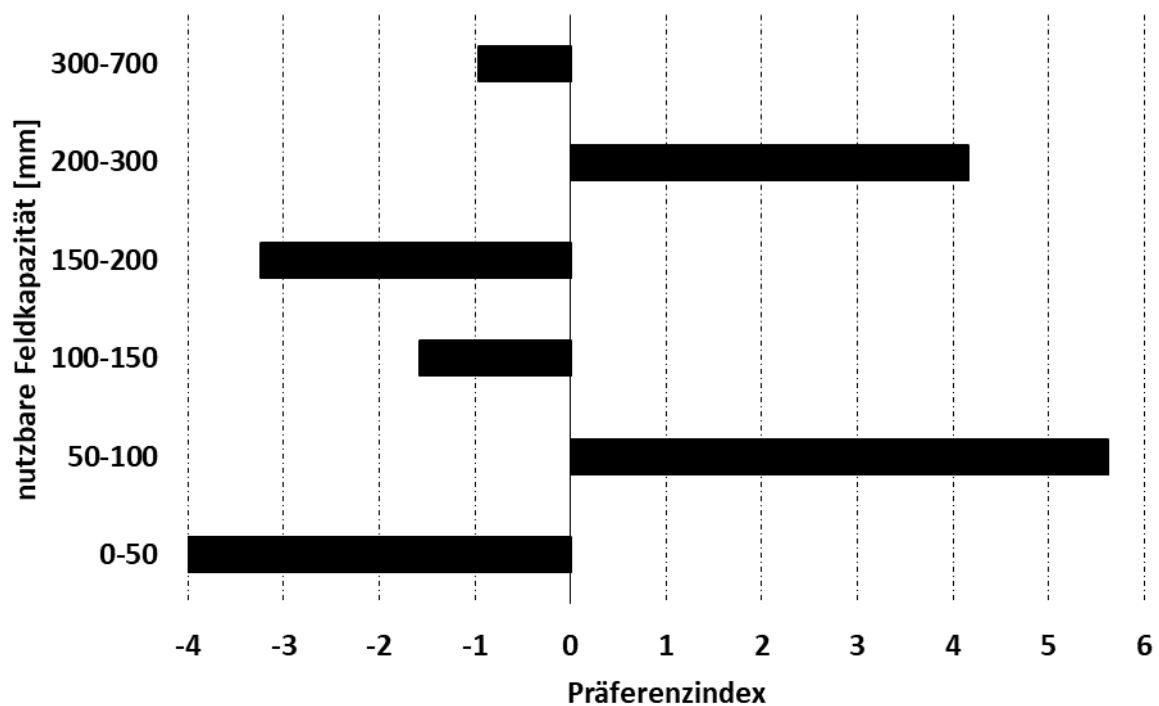


Abb. 13: Präferenzindizes von *Ilex aquifolium* L. für die nutzbare Feldkapazität im Untersuchungsgebiet.

3.4 Klima

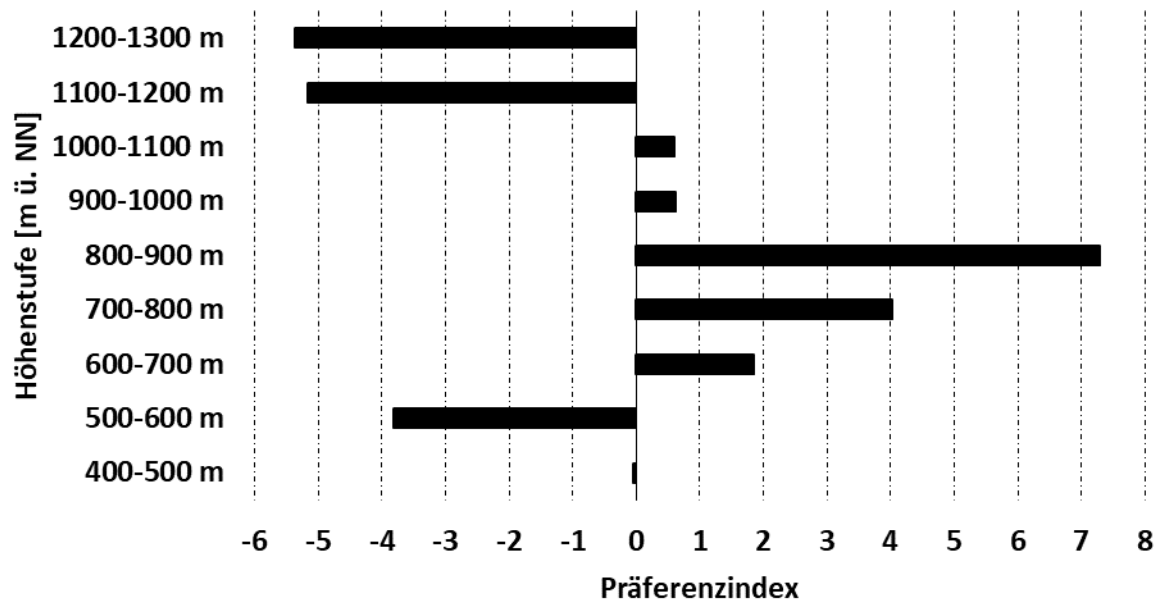


Abb. 14: Präferenzindizes von *Ilex aquifolium* L. für die Höhenstufen im Untersuchungsgebiet.

Die Stechpalme kommt bevorzugt in den montanen Höhenlagen zwischen 600 bis 1100 m ü. NN vor. Höher und tiefer liegende Regionen werden im Untersuchungsgebiet gemieden bzw. kommen selten im Untersuchungsgebiet vor (Abb. 14). Das höchste Exemplar wurde auf ca. 1300 m im Mangfallgebirge gefunden. Ein ähnliches Muster ist auch beim Jahresniederschlag (Abb. 15), dem Niederschlag in der Vegetationszeit (Abb. 16) und beim Sommerniederschlag (Abb. 17) zu erkennen.

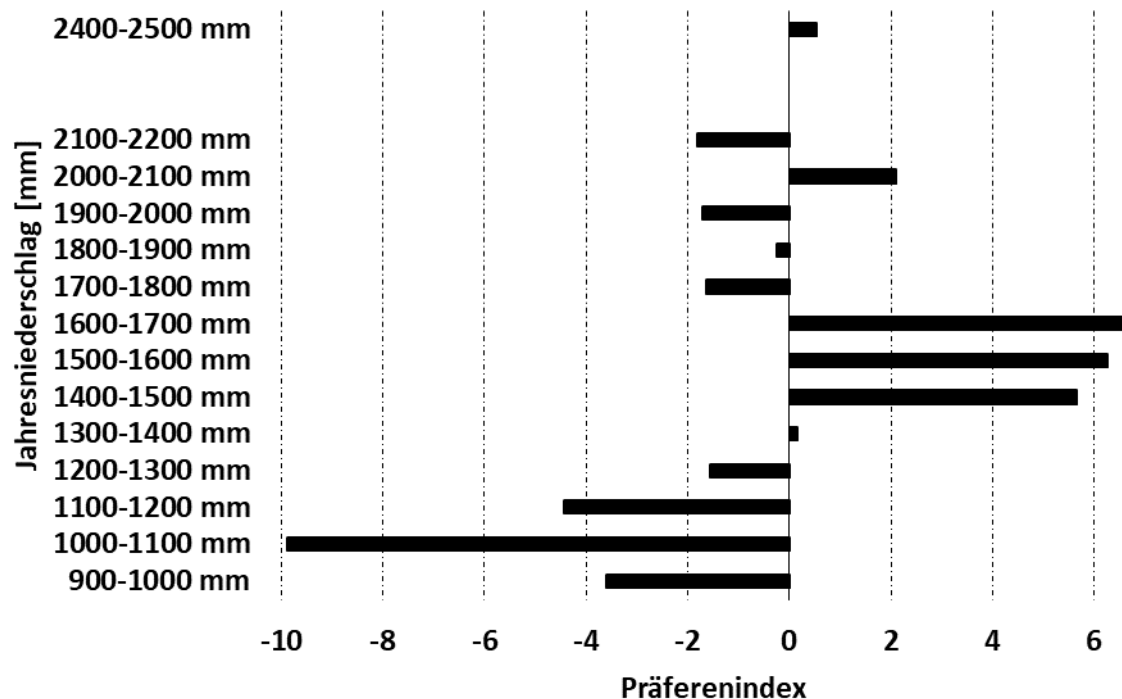


Abb. 15: Präferenzindizes von *Ilex aquifolium* L. für die jährliche Niederschlagssumme (1971-2000) im Untersuchungsgebiet.

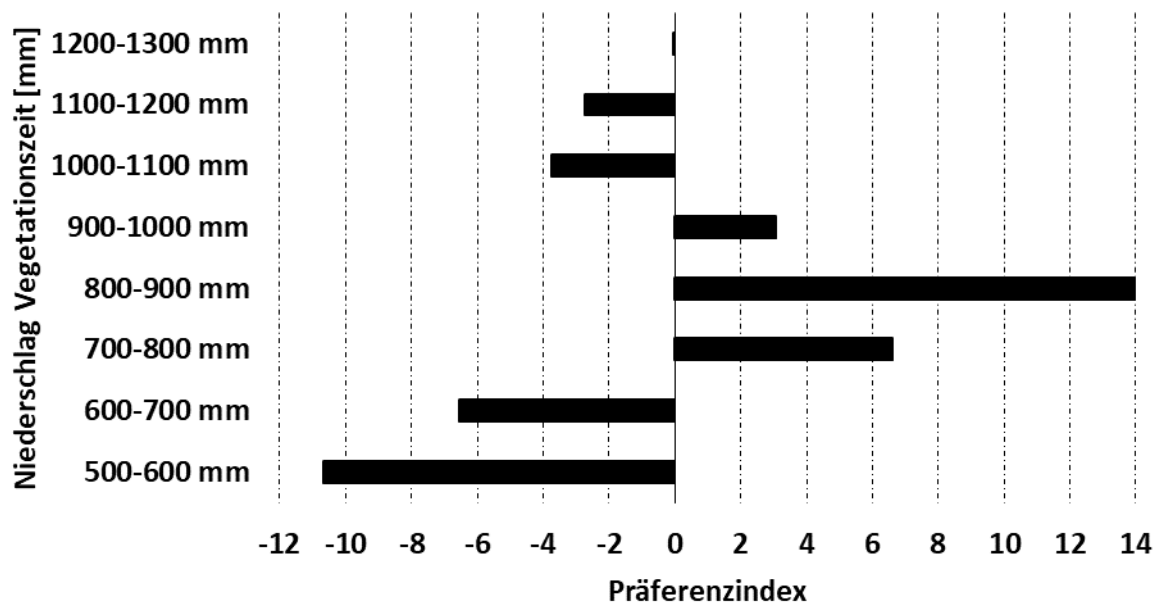


Abb. 16: Präferenzindizes von *Ilex aquifolium* L. für die Niederschlagssumme der Vegetationszeit (Mai bis September, 1971-2000) im Untersuchungsgebiet.

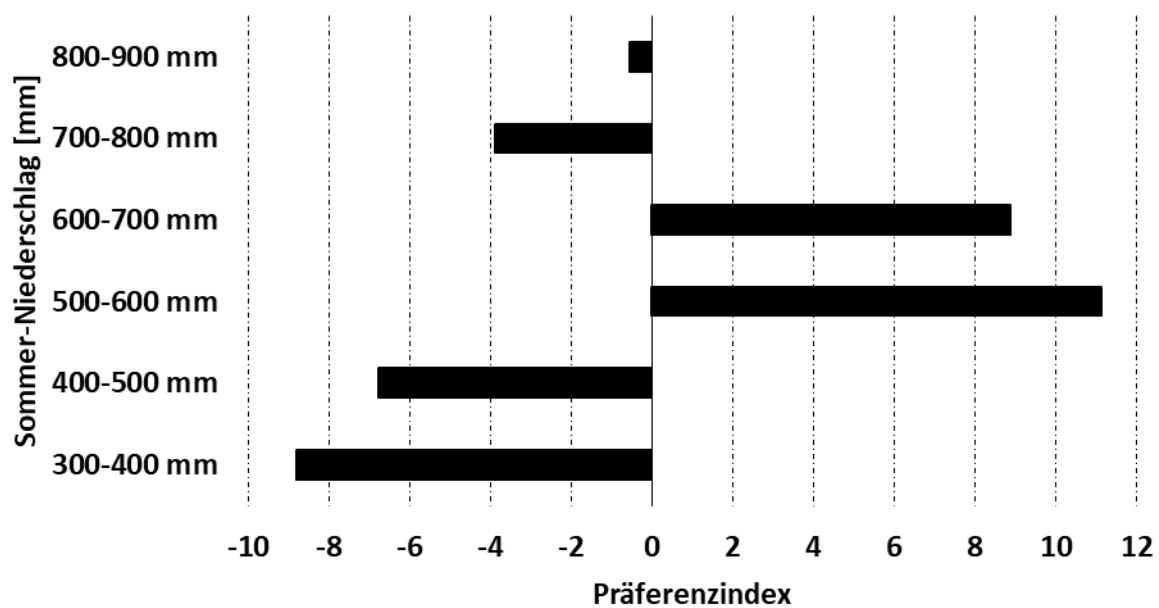


Abb. 17: Präferenzindizes von *Ilex aquifolium* L. für die Sommerniederschlagssumme (Juni bis August, 1971-2000) im Untersuchungsgebiet.

Wie beim Niederschlag ist auch bei der Jahres-, Vegetationszeit- und Sommerdurchschnittstemperatur der Schwerpunkt der Verbreitung von *Ilex aquifolium* L. in den mittleren Bereichen zu finden (Abb. 18 - 20). Standorte mit zu warmen oder zu kalten Durchschnittstemperaturen werden gemieden.

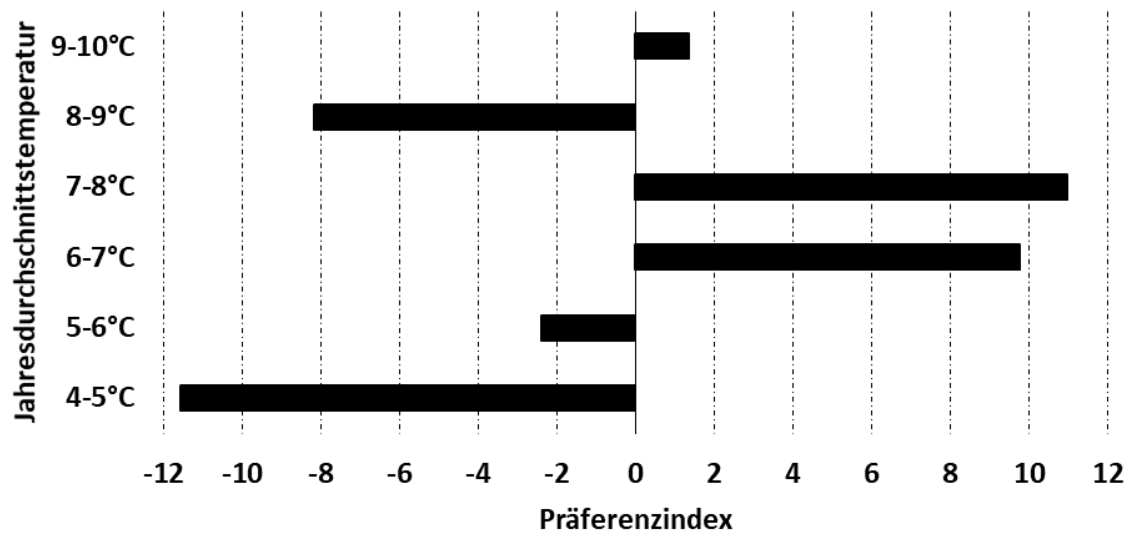


Abb. 18: Jahresdurchschnittstemperatur-Präferenzen (1971-2000) der Stechpalme im Untersuchungsgebiet.

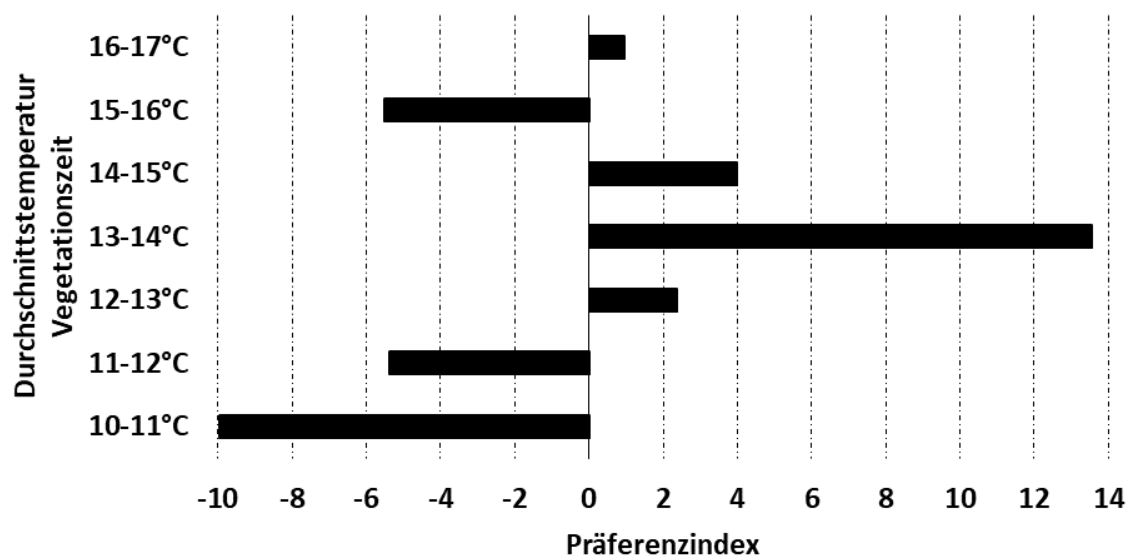


Abb. 19: Vorlieben von *Ilex aquifolium* L. für die Durchschnittstemperatur (1971-2000) im Mai bis September.

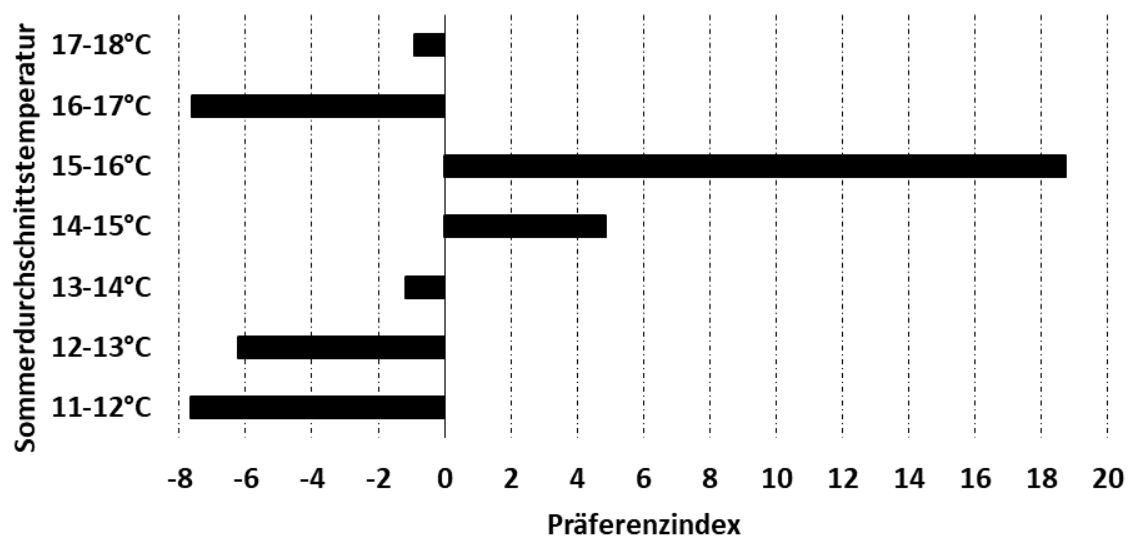


Abb. 20: Präferenzindizes von *Ilex aquifolium* L. für die Durchschnittstemperatur (1971-2000) im Juni bis August im Untersuchungsgebiet.

Für die Arealgrenzen von wintergrünen Baumarten sind neben Temperaturmitteln (Abb. 21) winterliche Frostereignisse bestimmend. Abb. 22 zeigt auf Basis tagesgenauer Messreihen das Auftreten kritischer Frostereignisse (Schadgrenze -18°C bzw. -22°C) am im Alpenvorland gelegenen Hohenpeißenberg (977 m), der ältesten Bergwetterstation der Welt. Dort wurden -18°C regelmäßig, nach 1961 immerhin noch in sieben Messjahren, -22°C in sechs Messjahren, zuletzt 1956 unterschritten. An der Bodenoberfläche (5 cm Höhe, ohne Abbildung) wurden kritische Fröste $<-22^{\circ}\text{C}$ 1961-1990 in acht Jahren gemessen, danach nur noch in einer Nacht des Jahres 2012.

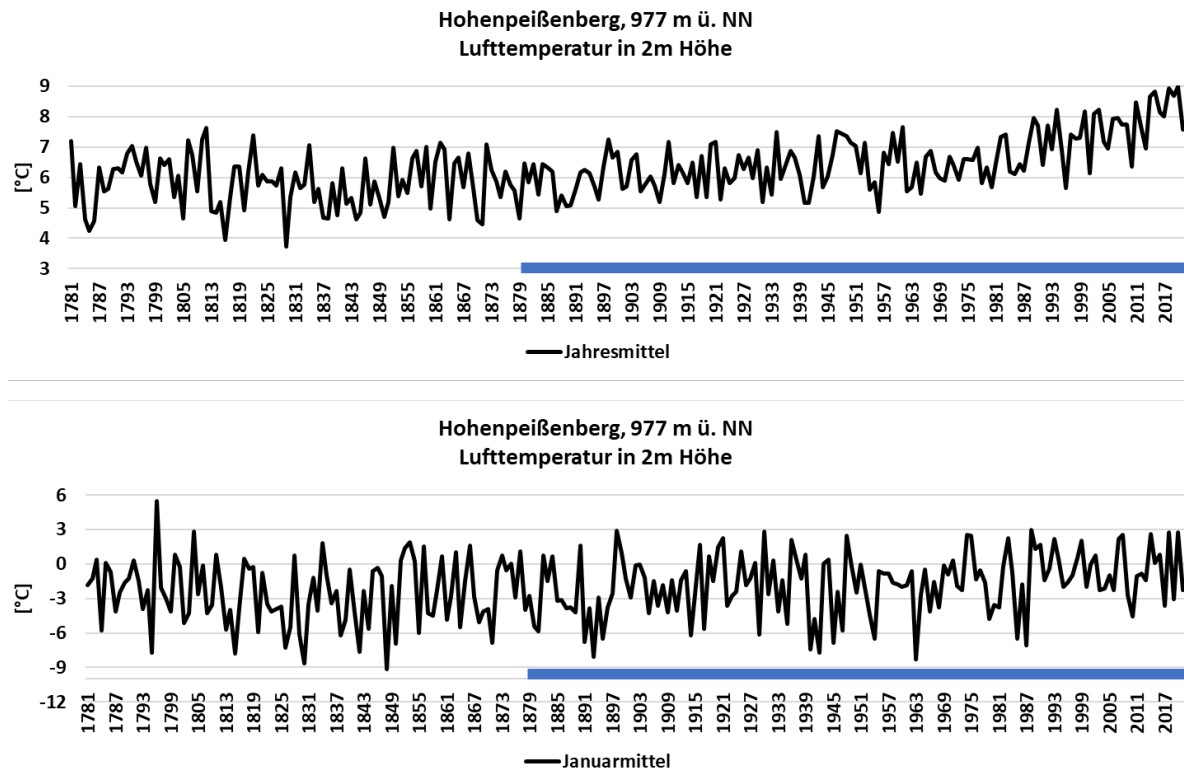


Abb. 21: Historischer Verlauf der Jahresdurchschnittstemperatur (oben) und der Januardurchschnittstemperatur (unten) der Klimastation Hohenpeißenberg auf 977 m ü. NN. Die blauen Balken kennzeichnen den in Abb. 22 dargestellten Zeitraum. (Datengrundlage: DWD 2022, Datenlücken in den Jahren 1945, 1952 und 2001)

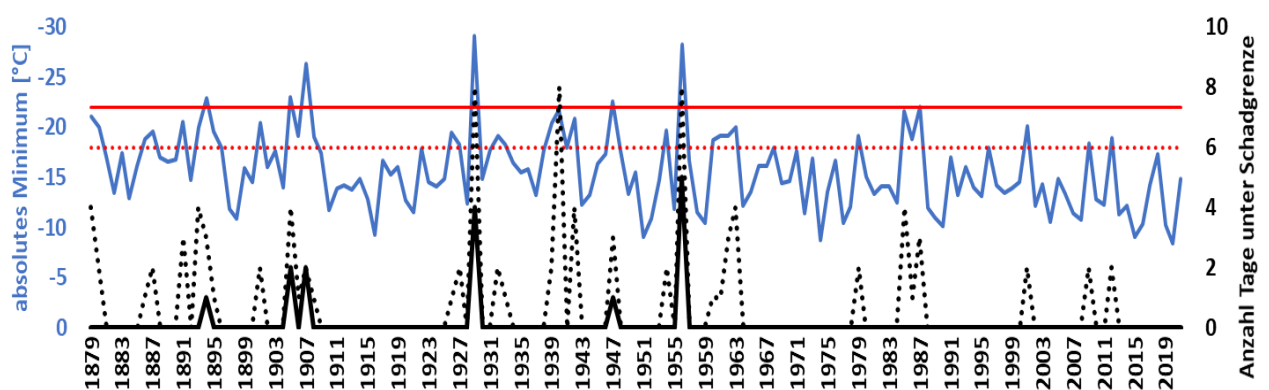


Abb. 22: Historischer Verlauf der Klimastation Hohenpeißenberg auf 977 m ü. NN. Die Grafik zeigt die Messungen der Lufttemperatur in 2 m Höhe. Die beiden schwarzen Linien orientieren sich an der rechten, die restlichen Linien an der linken Ordinatenkala. Die blaue Kurve zeigt jeweils die absolute Jahres-Minimumtemperatur. Die *Ilex*-spezifische Schadgrenze -22°C ist definiert durch die Angaben von Ellenberg und Leuschner (2010), die -18°C Grenze durch Versuche von Sakai (1981). (Datengrundlage: DWD 2022)

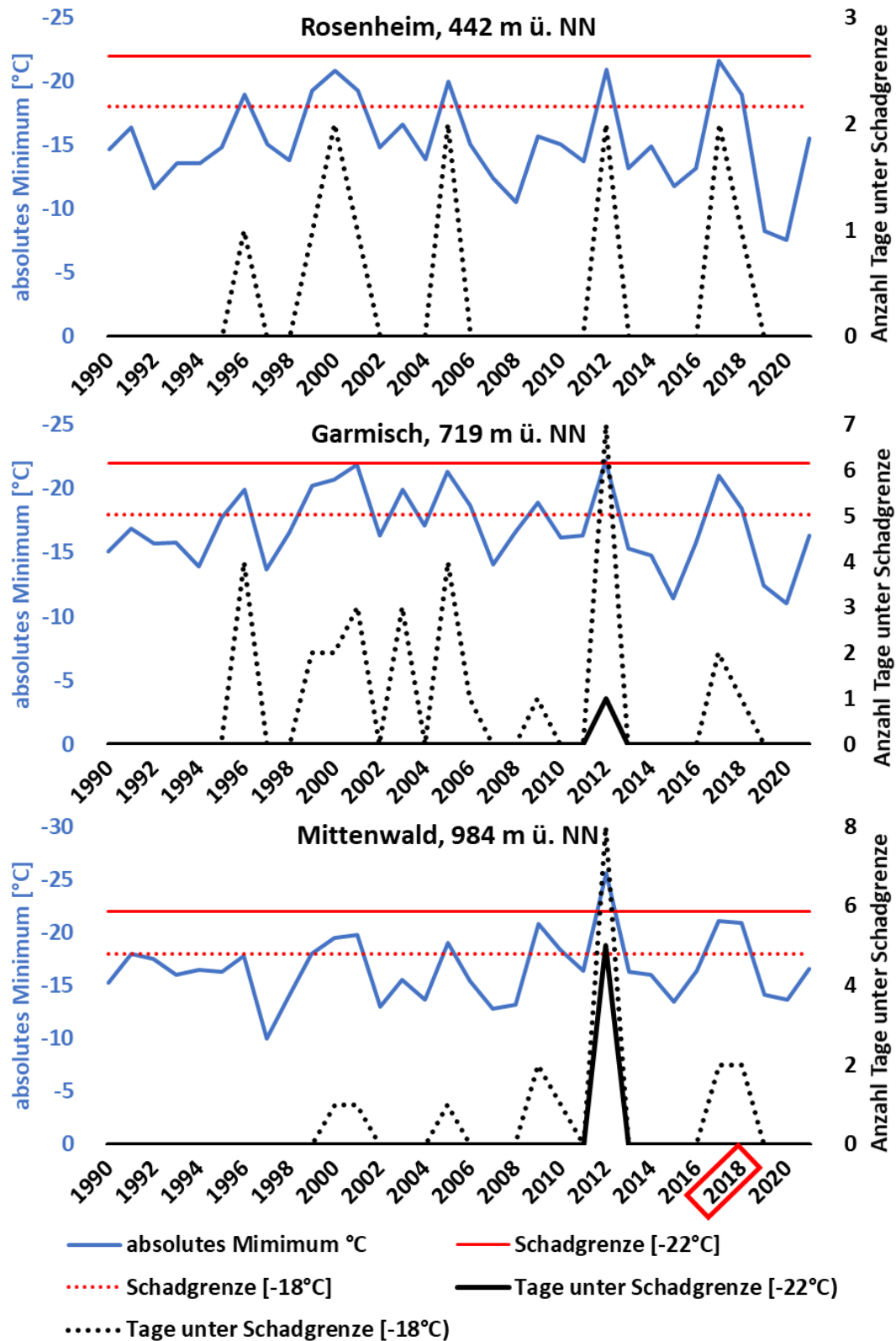


Abb. 23: Rezente Verläufe dreier Klimastationen im Höhengradienten im Vergleich. Die Grafiken zeigen die Lufttemperatur in 2 m Höhe. Das Jahr 2018 weist Datenlücken auf, daher rot gekennzeichnet. Eine detaillierte Beschreibung der Kurven findet sich unter der Abb. 22 (Datengrundlage DWD 2022).

An den in den Kalkalpen gelegenen Stationen Garmisch (719 m) und Mittenwald (984 m) wurde noch 2012 ein potentiell lethales Frostereignis in 2 m Höhe registriert (Abb. 23) - an der Bodenoberfläche (5 cm, ohne Abbildung) sind solche Temperaturen bis in jüngste Zeit keine Seltenheit.

3.5 Waldbestand

Der Verlauf der Höhen-Durchmesserbeziehung ist in allen Großregionen ähnlich steil (Abb. 24). Die Stechpalmen mit den stärksten Durchmessern sind in den Regionen Allgäu und Werdenfelser Land zu finden. Die maximalen Baumhöhen sind ebenfalls im Allgäu gemessen worden. Ein klares West-Ost-Gefälle ist weder bei den Wuchshöhen noch den Brusthöhendurchmessern auszumachen (Abb. 25) und beide Variablen weisen auch zwischen den fünf Regionen keine signifikanten ($\alpha = 0,05$) Unterschiede auf.

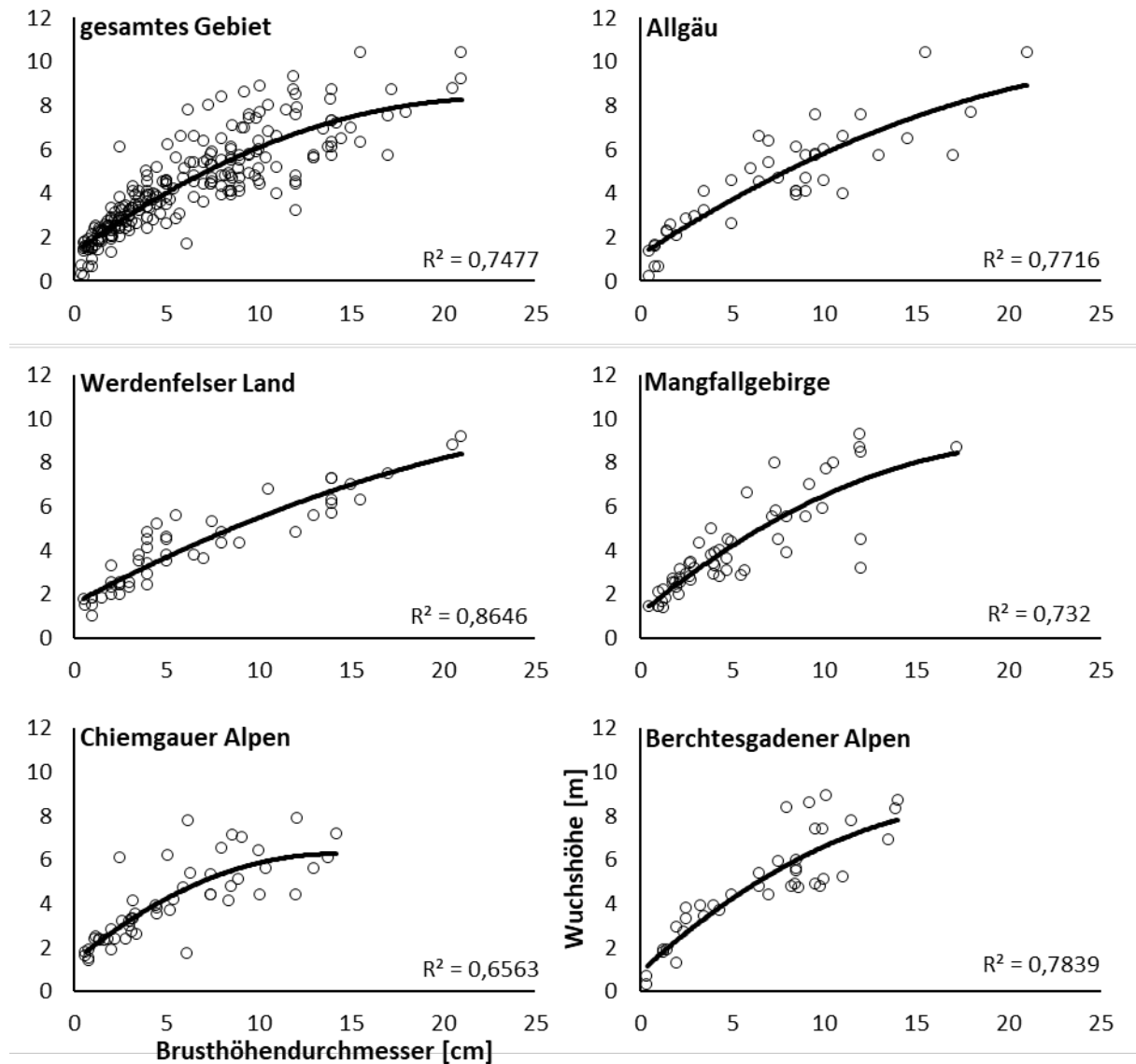


Abb. 24: Zusammenhang zwischen der Wuchshöhe und dem Brusthöhendurchmesser der Stechpalme im gesamten Untersuchungsgebiet und den einzelnen Großregionen.

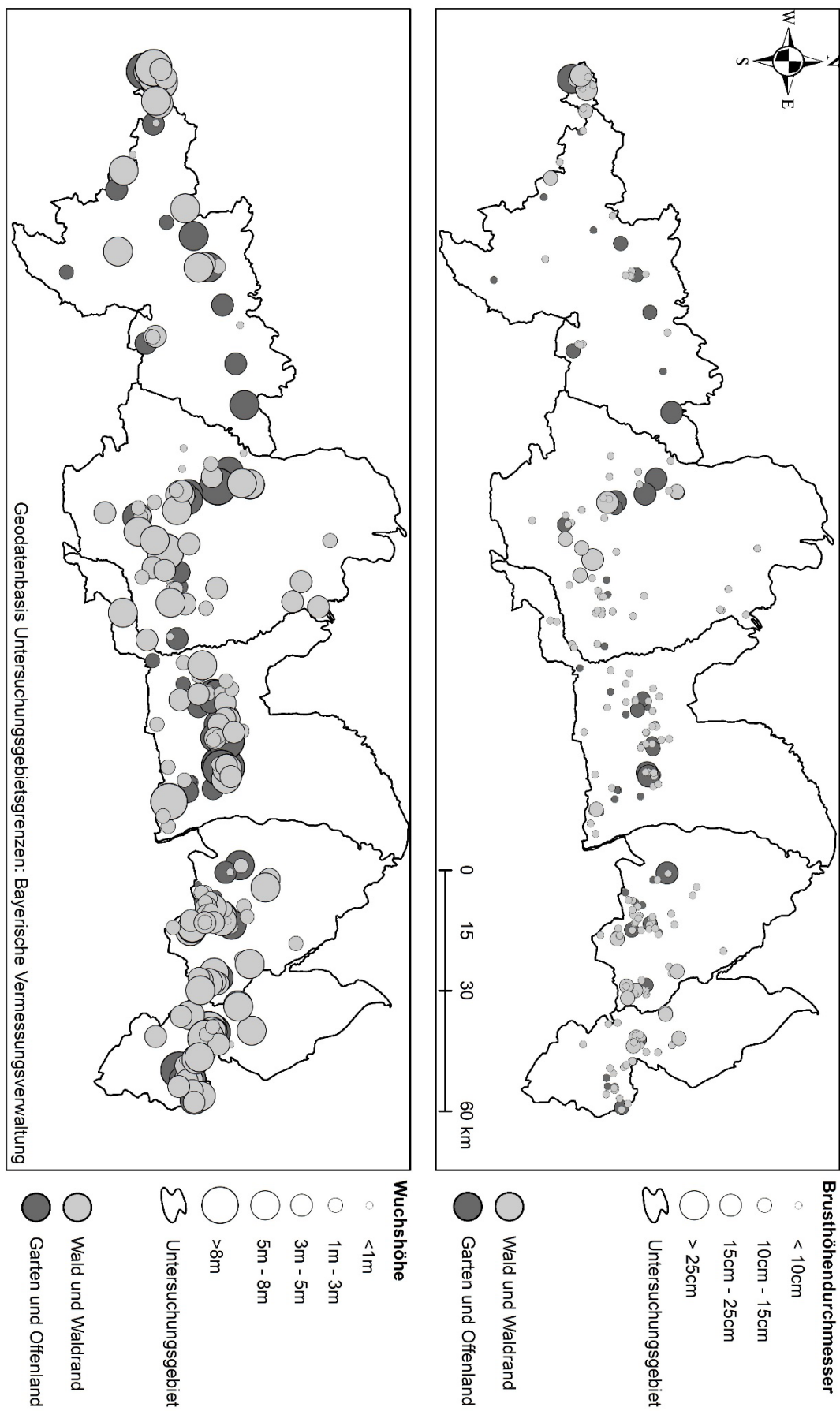


Abb. 25: Karte mit der Verteilung von Durchmesser- und Wuchshöhenklassen der Stechpalme im Untersuchungsgebiet.

Die Vitalität der kartierten Stechpalmen ist in über 2/3 der Fälle als hoch bis sehr hoch einzustufen (Abb. 26). Nur sehr wenige gefundene Exemplare waren als tot bzw. absterbend eingestuft worden.

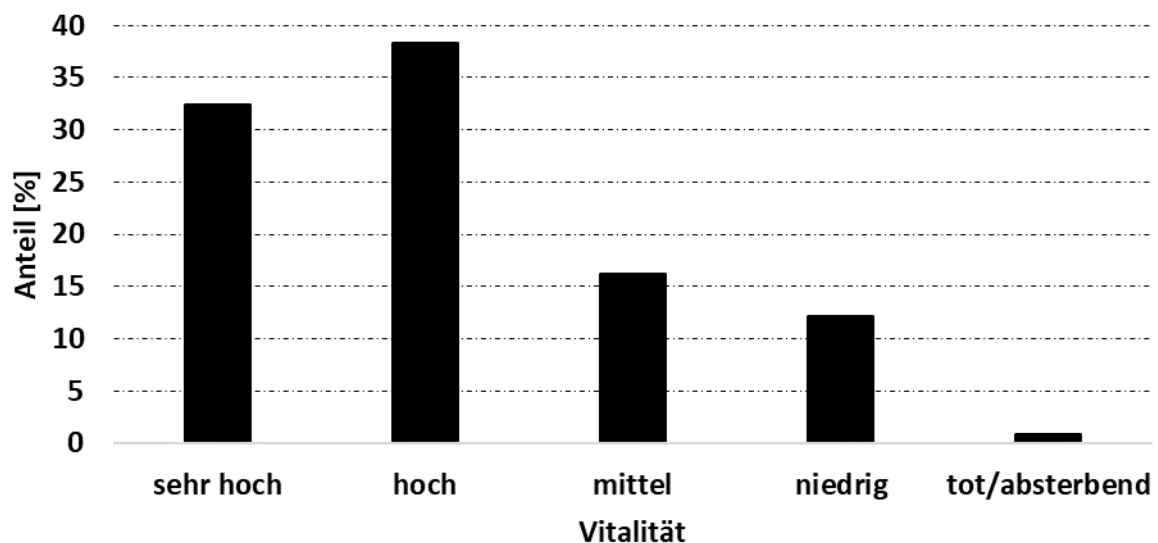


Abb. 26: Einteilung der Stechpalmenfunde in Vitalitätsklassen in Anlehnung an Roloff (2001).

Die Lage der Wuchsorte zeigte ebenfalls ein klares Muster. So fanden sich die meisten Exemplare im Bestandesinneren und am Waldrand (Abb. 27). Eine Verschneidung der Lage im Bestand und der Art des Vorkommens (einzeln, kleines Kollektiv oder großes Kollektiv, vgl. Abb. 4) zeigt, dass die Stechpalme im Kollektiv überwiegend (ca. 70%) im Bestandesinneren auftritt. Waldrand (ca. 20%) und Offenland (ca. 10%) spielen für flächige Vorkommen eine geringe Rolle. Einzelne Individuen sind mit 40% im Bestandesinneren, 36% an Waldrändern und 24% im Offenland homogener verteilt.

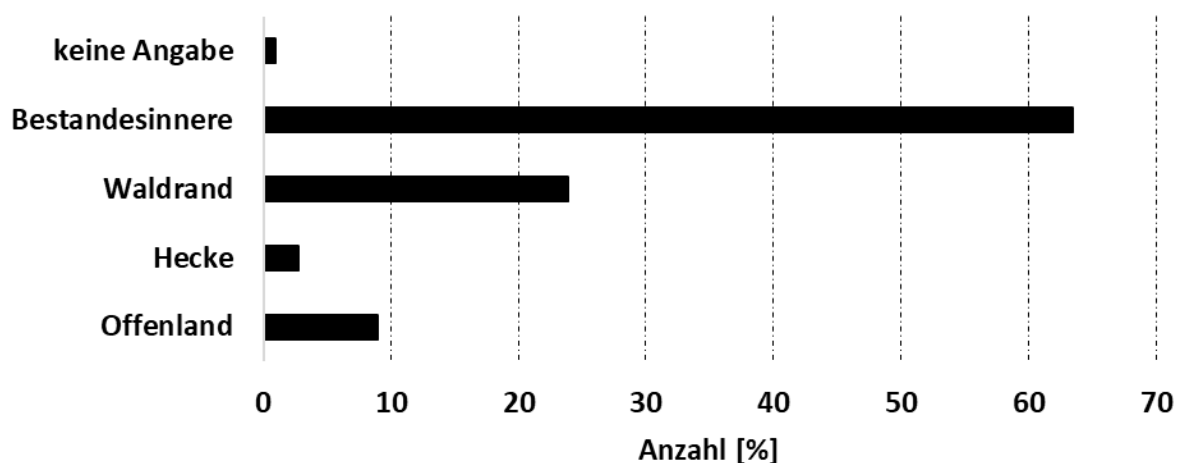


Abb. 27: Verteilung der *Ilex*-Vorkommen nach der Lage des Fundortes.

Die Abb. 28-30 geben einen Eindruck von der durch *Ilex* präferierten Bestandesstruktur am Wuchsort. Das Bestandesalter wurde in den meisten Fällen auf 50-100 Jahre geschätzt. Der Kronenschlussgrad wies überwiegend einen lockeren bis geschlossenen Kronenschluss auf und die Bestände waren in über 50% der Fälle einschichtig ausgebildet.

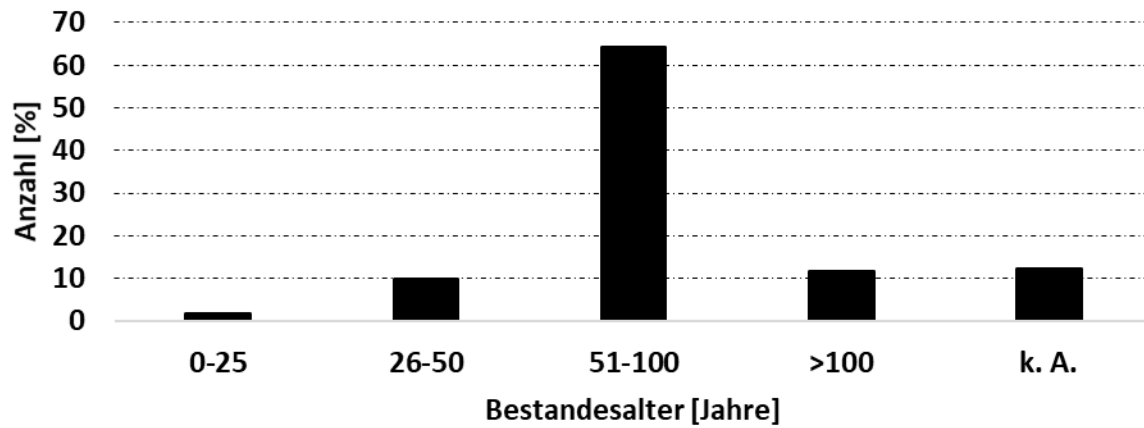


Abb. 28: Durchschnittsalter des über den *Illex*-Funden stockenden Bestandes.

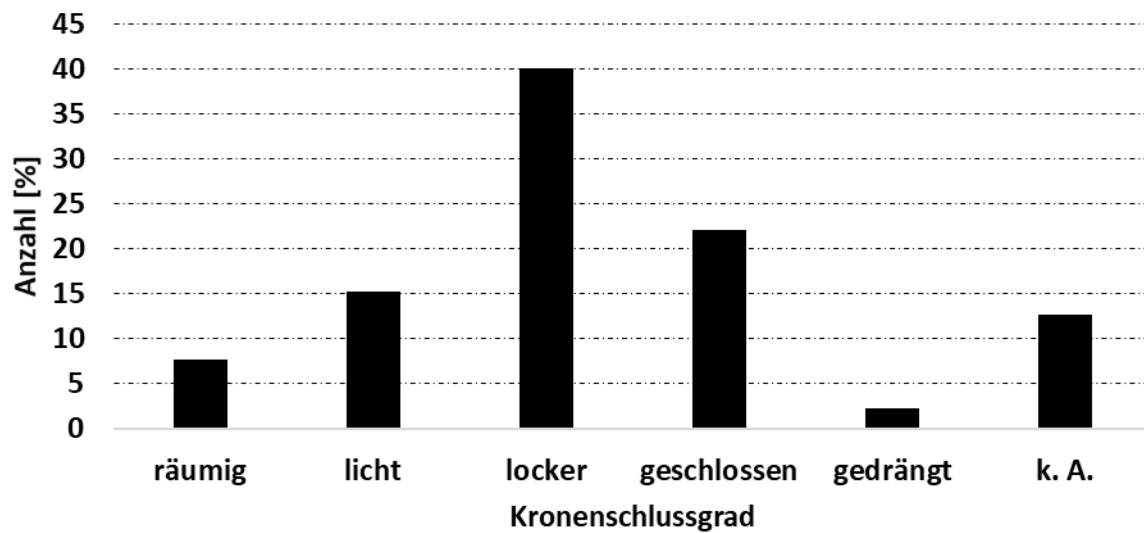


Abb. 29: Kronenschlussgrad des über den *Illex*-Funden stockenden Bestandes.

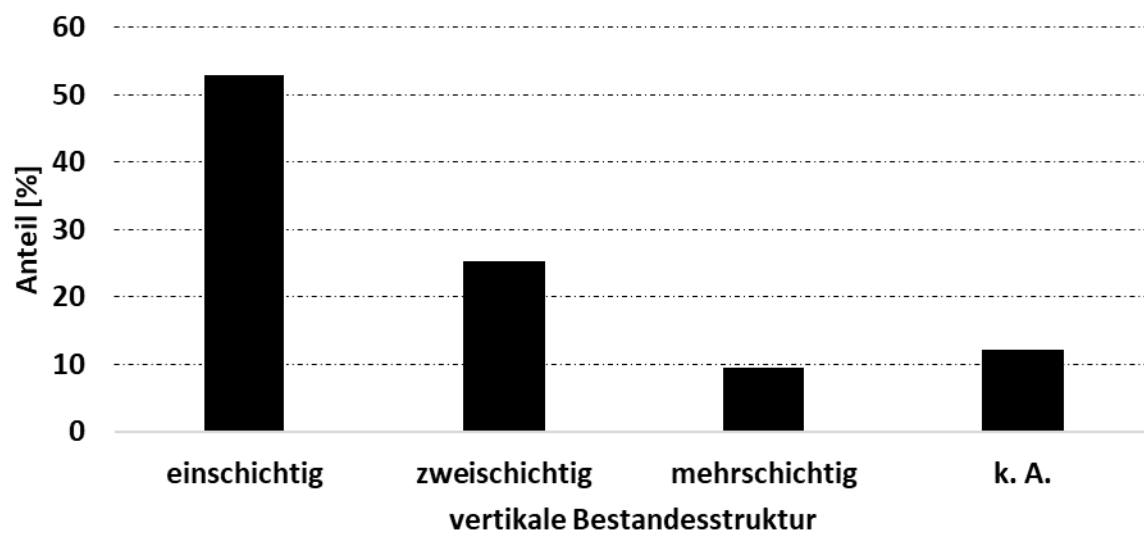


Abb. 30: Vertikale Struktur des Waldbestandes an den Fundorten.

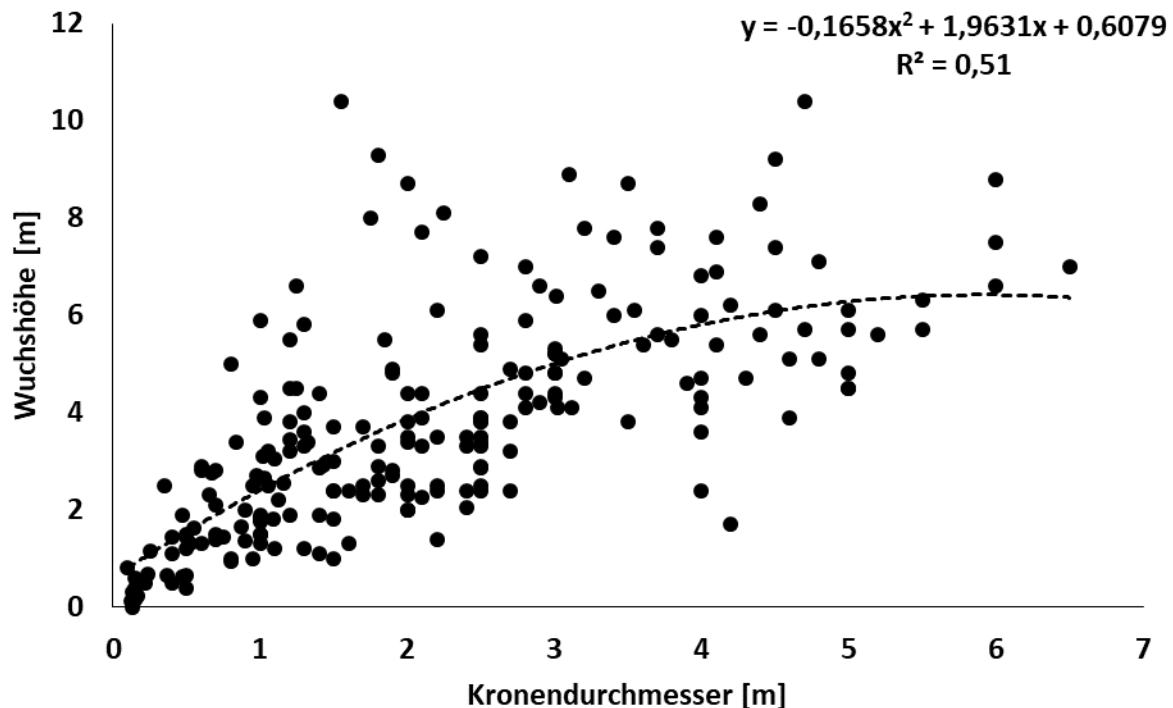


Abb. 31: Zusammenhang zwischen der Wuchshöhe und des Kronendurchmessers der *Ilex*-Funde 2021 im Untersuchungsgebiet.

Der Zusammenhang zwischen den Kronendurchmessern und der Wuchshöhe der Stechpalmen ist in Abb. 31 dargestellt. Im Untersuchungsgebiet lassen sich durchaus stattliche Exemplare finden, wobei diese in allen Regionen vertreten sind (vgl. auch Abb. 25).

4 Diskussion

Die *Ilex*-Verbreitungsgrenze hat in Deutschland große Ähnlichkeit mit der 0 °C-Januarisotherme, was dafür spricht, dass sie kalte Wintertemperaturen nur bedingt erträgt (Hegi 1925; Iversen 1944). Jüngste Arealerweiterungen der Stechpalme waren von einer entsprechenden Verschiebung dieser Isotherme begleitet, so dass diese Beziehung weiterhin Bestand hat (Berger 2008). *Ilex aquifolium* L. reicht in den Alpen deutlich weiter nach Osten als die baltischen Vorposten und erreicht dort sogar Zonen mit Kahlfrost bis -23,3 °C (Ewald 2021). Eine ebenfalls gute Übereinstimmung des Areals zeigt sich mit dem Gebiet, in dem die Temperaturen an weniger als 20 Tagen im Jahr unter den Gefrierpunkt fallen (Lang 1994 zitiert in Jagel et al. 2016). Ewald (2021) stellt das klimatisch begünstigte Bodenseegebiet als Brückenkopf für die Ausbreitung in den Bayerischen Alpen dar. Entgegen der 2021 reichlich gemachten Funde im bayerischen Bodenseegebiet, erwähnt Hegi (1925) noch ein Fehlen der Stechpalme um Lindau, dagegen war sie um Konstanz, Meersburg und Friedrichshafen nach seinen Angaben bereits vertreten.

Ilex aquifolium L. ist im Mittelmeerraum in Gebirgslagen an luftfeuchten Sonderstandorten anzutreffen (Stimm et al. 2014) und auch Pott (1990) weist darauf hin, dass die Pflanze einen hohen Anspruch an die Luftfeuchtigkeit hat. Die südliche Verbreitungsgrenze wird in Europa wahrscheinlich durch Trockenheit bestimmt (Ellenberg und Leuschner 2010).

Im Rahmen der durchgeführten Aufnahmen wurde die Stechpalme in einem weiten Höhenbereich zwischen 400-1.300 m ü. NN gefunden. Der Schwerpunkt lag in zwischen 600 und 900 m ü. NN. Die Entwicklung der Höhengrenzen seit der Kleinen Eiszeit kann dem Kapitel III „Höhengrenzen“ von Rösler et al. (2022) in diesem Bericht entnommen werden, doch bereits Hegi (1925) beschrieb ohne Nennung des genauen Orts ein

Aufsteigen der Stechpalme in den Alpen bis 1.200 m Höhe, vereinzelt sogar noch höher. Der überwiegende Teil der *Ilex*-Standorte waren gemäß Arbeitskreis Standortkartierung (2016) mittel geneigte bis steile Hanglagen, der Schwerpunkt lag bei der Exposition bei Süd bis Südwest in wärmebegünstigten Lagen. Klages (2021) vermutet, dass die Verbreitung weniger von der Sonneneinstrahlung als durch lokal auftretendes Winde beeinflusst wird. Die Niederschlags-Präferenzen liegen beim Jahres-, Sommer- und Vegetationszeit-Niederschlag ebenfalls im mittleren Bereich, was auch für die Durchschnittstemperaturen für die drei Perioden gilt. *Ilex aquifolium* L. gilt als frosthart, jedoch anfällig gegenüber Spät- und Frühfrost, und gilt besonders im Winter als empfindlich gegenüber austrocknenden Nordost-Winden (Stimm et al. 2014). *Ilex aquifolium* L. ist jedoch andererseits in der Lage, bereits ab 0 °C photosynthetisch aktiv zu sein (Fenner 2021) und kann im Winter, wo die Photosyntheseleistung durch minimale Temperaturen und Frostdauer beeinflusst wird, flexibel auf forstfreie Tage reagieren (Veste und Kriebitzsch 2019).

Die Stechpalme wird von Stimm et al. (2014) als edaphisch indifferent eingestuft und kann demnach unter den verschiedensten Bodenarten und Substraten vorkommen. Auch Peterken und Lloyd (1967) beschreiben eine breite Vielfalt an besiedelten Böden, welche von sauren Podsolen bis Spalten in Kalksteinfelsen mit >80% Calciumcarbonatanteil reicht. Im Gebiet der Bayerischen Voralpen sind Stechpalmen bevorzugt auf gut basenversorgten Böden zu finden. Mit weitem Abstand lagen die Präferenzen der Stechpalme im Untersuchungsgebiet auf der Gruppe der A/C- gefolgt von O/C-Böden. Böden, welche den Braunerden zugeordnet wurden, wiesen deutlich negative Präferenzindizes auf, werden demnach eher gemieden. Beim Skelettgehalt der Böden zeigen die Ergebnisse zwei Optima bei < 25% und >50%. Dies passt gut zu den A/C- und O/C-Böden, welche auf kalkigem oder dolomitischem Festgestein genauso vorkommen können, wie auf Schottern. Die durch Trockenheit begrenzte Stechpalme ist nach unseren Erkenntnissen auf Böden mit sehr hoher nutzbare Feldkapazität angewiesen. Hier könnten ggf. auch Tangelhumus-Standorte mit mächtigen Humusaufgaben (vgl. Olleck et al. 2021 und Ewald et al. 2020) durchaus attraktive Wuchsstandorte für Stechpalmen sein.

Stechpalmen sind durch ihre stacheligen, hartlaubigen Blätter wenig attraktiv für große Pflanzenfresser. Daher wurden sie durch historische Waldnutzungsformen wie die Waldhude positiv ausgelesen, was durch dichten *Ilex*-Unterwuchs in lichten Beständen heute noch erkennbar ist (Pott 1990). Ihre Regenerationsfähigkeit mittels regenerativen Vermehrung und die vor Verbiss schützenden, bewehrten Blätter führten zu einer Förderung der Stechpalme (Klemmt und Falk 2021). Die Stechpalmen-Funde von 2021 wurden überwiegend als vital bis sehr vital eingestuft. Die Verteilung der Exemplare mit größeren Wuchshöhen und Durchmessern ist über das Gebiet sehr ausgewogen verteilt. Es kann demnach in allen Regionen der Bayerischen Voralpen mit größeren (>8 m) Stechpalmen-Individuen gerechnet werden, welche durch Wurzelbrut und Samenausbreitung für eine Verjüngung sorgen können. Es scheint ihr demnach im Gebiet gut zu gehen. Im Werdenfelser Land wurden an acht, in Berchtesgaden an fünf und in den Chiemgauer Alpen an drei *Ilex*-Standorten, wo nach Hinweisen Exemplare stehen sollten, nicht mehr gefunden. Insgesamt jedoch scheint sich die Stechpalme, wie auch in anderen europäischen Regionen beobachtet (Skou et al. 2012; Schulte 2009; Walther et al. 2005; Bañuelos et al. 2003), in den Bayerischen Voralpen weiter zu verbreiten. Ein Vergleich von Schweizer Inventurdaten zeugt von einer Stammzahl-Verdopplung der Stechpalme (Klemmt und Falk 2021). Auch Ewald (2021) rechnet mit einer klimawandelgetriebenen Begünstigung von laurophyller Vegetation im niederschlagsreichen bayerischen Alpenrand, was eine Ausbreitung von *Ilex aquifolium* L. erwarten lässt. Die immergrünen Pflanzen besitzen den großen Vorteil, dass sie bereits mit der Assimilation beginnen können, wenn die laubabwerfenden Gehölze noch mit der Laubentfaltung beschäftigt sind (Klemmt und Falk 2021). Bereits 1935 beschrieb Tschermak das Wuchspotential in Gebieten von Vorarlberg als so gut, dass sie dort zum lästigen Forstunkraut werden konnte.

Die überwiegende Anzahl an *Ilex*-Funden wurde in dieser Studie im Inneren von lockeren, einschichtigen Waldbeständen zwischen 50 und 100 Jahren gemacht. Bereits Pott (1990) wies darauf hin, dass die

Stechpalme an ihren Arealgrenzen auf einen Überhälterschutz angewiesen ist. Hauptgrund dürften der Frost- und Strahlungsschutz sein, welchen die Altbäume bieten. Untersuchungen von Groom et al. (1991) zeigten, dass geringe Temperaturen in Verbindung mit direktem Sonnenlicht zu einer Verringerung der Photosyntheseleistung (Photoinhibition) der Blätter führen. Das seltenere Vorkommen in alten und jüngeren Beständen könnte auf die unzureichenden Lichtverhältnisse und den Konkurrenzdruck durch dichte Verjüngung zurückzuführen sein. Die Stechpalme kommt nach den 2021 gesammelten Daten am häufigsten in größeren Kollektiven (>225 m²) vor, welche sich überwiegend in tieferen Lagen finden. Dies könnte mit der vegetativen Vermehrung zusammenhängen, welche die Stechpalme sehr intensiv betreibt (Klemmt und Falk 2021).

An den meisten *Ilex*-Funden konnte von den Erfassern kein Geschlecht der zweihäusigen Pflanzen zugeordnet werden. Grund waren die fehlenden Blüten bzw. Früchte, welche eine makroskopische Unterscheidung ermöglichen. Hegi (1925) vermutet jedoch das häufigere Vorkommen von männlichen Exemplaren, da die weiblichen aufgrund des attraktiven Beerenschmuckes häufiger entnommen werden. Nach Angaben von Wauer (2021) und (Hegi 1925) kann es sogar zum Geschlechtswechsel kommen. Da die Stechpalme jedoch vor vielen Jahren unter Schutz gestellt wurde, dürfte eine Reduktion durch Entnahme von weiblichen Bäumen heutzutage kaum eine Rolle spielen.

Eine Ausbreitung der Samen findet durch Vögel statt (Endozoochorie), welche dieselben über größere Entfernung transportieren können (Stimm et al. 2014). Allerdings findet eine natürliche Ausbreitung durch Samen nur unter dem Altholzschirm statt (ebenda). Auch Hegi (1925) merkt an, dass wildwachsende Stechpalmen selten aus Samen hervorgingen, sondern meist aus Wurzelausschlägen. Die Früchte sind bei Vögeln vermutlich wegen ihres trockenen Fruchtfleisches jedoch nicht sehr beliebt und werden daher überwiegend im Hoch- oder Spätwinter aufgenommen (Schmidt 2021).

Laut Aas (2021) ist *Ilex aquifolium* L. nicht an eine bestimmte Waldgesellschaft gebunden, bevorzugt aber nach Ellenberg und Leuschner (2010) bodensaure Eichenmischwälder und Flattergras-Buchenwälder sowie Waldmeister-Buchenwälder auf Kalk. Auch Hegi (1925) spricht die Stechpalme grundsätzlich als Buchenbegleiterin an. Nach Sautter (2003, zitiert in Aas 2021) liegt der Schwerpunkt in Bayern in montanen Bergwäldern in den Kalkalpen.

Bereits 1920 wurde die Stechpalme in bestimmten Gebieten, ab 1935 dann deutschlandweit unter Schutz gestellt (Aas 2021). Nach der aktuellen, 2005 erlassenen „Verordnung zum Schutz wild lebender Tier- und Pflanzenarten“ (Bundesartenschutzverordnung - BArtSchV), gelten wildlebende Populationen von *Ilex aquifolium* L. als besonders geschützt. Die Artenzahlen bei phytophagen Arten an den Blättern der Stechpalme ist äußerst gering und auch die Zahl spezialisierte monophage Arten hält sich mit der Ilex-minierfliege (*Phytomyza ilicis*) und der Stechpalmen-Blattlaus (*Aphis ilicis*) in Grenzen (Schmidt 2021).

Eine waldwirtschaftliche Nutzung der Stechpalme ist bisher kaum ein Thema. Trotz der bisher forstlich geringen Bedeutung sehen Klemmt und Falk (2021) den Schutz der Stechpalme in unseren Wäldern dennoch als begründet, da diese als ökologisch bereicherndes Element betrachtet werden kann. Kommt es jedoch, wie oben beschrieben, zu einer Ausbreitung der Stechpalme, welche ggf. eine Verjüngung anderer Baumarten gefährden könnte, ist über eine forstliche Nutzung der Stechpalme nachzudenken. Auch wenn das Holz nicht in größeren Dimensionen anfällt, ist das relativ schwere Holz besonders bei Drechslern gesucht (Aas 2021).

5 Literatur

AAS, G. (2021): Die Europäische Stechpalme (*Ilex aquifolium*): Verbreitung, Morphologie und Ökologie. LWF Wissen 85, S. 7-13.

ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG (2016): Forstliche Standortsaufnahme. Begriffe, Definitionen, Einteilungen, Kennzeichnungen, Erläuterungen. 7. Auflage. Eching, Kr. Freising: IHW-Verlag.

- BAIER, R. (2015): Dynamik und ökologische Bedeutung der Humusaufgabe in kalkalpinen Wäldern. Schriften des Nationalparks Gesäuse 12, S. 38-46.
- BAÑUELOS, M. J.; KOLLMANN, J.; HARTVIG, P.; QUEVEDO, M. (2003): Modelling the distribution of *Ilex aquifolium* at the north-eastern edge of its geographical range. Nordic Journal of Botany 23 (1), S. 129-142. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2003.tb00374.x.
- BENJAMINI, Y.; HOCHBERG, Y. (1995): Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological) 57 (1), S. 289-300. DOI: 10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x.
- BERGER, S. (2008): Evergreen broad-leaved woody species – indicators of climate change. Dissertation, Gottfried Wilhelm Leibniz Universität, Naturwissenschaftliche Fakultät, Hannover.
- CALLAUCH, R. (1983): Untersuchungen zur Biologie und Vergesellschaftung der Stechpalme (*Ilex aquifolium*). Dissertation, Universität Kassel, Kassel.
- CAUDULLO, G.; WELK, E.; SAN-MIGUEL-AYANZ, J. (2017): Chorological maps for the main European woody species. Data in Brief 12, S. 662-666. DOI: 10.1016/j.dib.2017.05.007.
- ELLENBERG, H.; LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6., vollständig neu bearbeitete und stark erweiterte Aufl. / von C. Leuschner; mit einem Beitr. von H. Dierschke (synsystematische Gliederung). Stuttgart: E. Ulmer (UTB, 8104).
- EWALD, J. (2004): Ökologie der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) im bayerischen Alpenraum. Forum geobotanicum 1, S. 9-18. DOI: 10.3264/FG.2004.1109.
- EWALD, J. (2007): Ein pflanzensoziologisches Modell der Schattentoleranz von Baumarten in den Bayerischen Alpen. Forum geobotanicum 3, S. 11-19. DOI: 10.3264/FG.2007.0803.
- EWALD, J. (2021): Ausbreitung von *Ilex aquifolium* als Beitrag zur Laurophyllisierung mitteleuropäischer Wälder? LWF Wissen 85, S. 19-26.
- EWALD, J.; GÖTTLEIN, A.; PRIETZEL, J.; KOHLPAINTNER, M.; REGER, B.; OLLECK, M. (2020): Alpenhumus als klimasensitiver C-Speicher und entscheidender Standortfaktor im Bergwald - Synthese und Ausblick. Forstliche Forschungsberichte. Schriftenreihe des Zentrums Wald-Forst-Holz Weihenstephan (220), S. 5-19.
- FENNER, R. (2021): Stechpalme (*Ilex aquifolium*) Baum des Jahres 2021. Rehlingen: Dr. Silvius Wodarz Stiftung und Verein e.V.
- FOERST, K.; KREUTZER, K. (1977): Regionale natürliche Waldzusammensetzung und Forstliche Wuchsgebietsgliederung Bayerns. München.
- FREUDLING, C. (2022): Die Europäische Stechpalme (*Ilex aquifolium* L.) im Allgäu. Bachelorarbeit, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Fakultät für Wald und Forstwirtschaft, Freising.
- GROOM, Q. J.; BAKER, N. R.; LONG, S. P. (1991): Photoinhibition of holly (*Ilex aquifolium*) in the field during the winter. Physiologia Plantarum 83 (4), S. 585-590. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1991.tb02472.x.
- HABERL, L. (2021): Die Stechpalme in den Chiemgauer Alpen - Vorkommen, Zustand, Bedeutung und Zukunft der oberbayerischen *Ilex aquifolium*. Bachelorarbeit, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Fakultät für Wald und Forstwirtschaft, Freising.

- HACKL, C. (2014): Die Elsbeere (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz) im Fünfseenland. Verbreitung, Vitalität und Pflegedringlichkeit. Bachelorarbeit. Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Fakultät für Wald und Forstwirtschaft, Freising.
- HEGL, G. (1925): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Mit besonderer Berücksichtigung von Österreich, Deutschland und der Schweiz. Wien: A. Pichler's Witwe & Sohn (5).
- IVERSEN, J. (1944): *Viscum, Hedera and Ilex* as Climate Indicators. Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar 66 (3), S. 463-483. DOI: 10.1080/11035894409445689.
- JAGEL, A.; HÖGEMEIER, A.; KASIELKE, T. (2016): *Ilex aquifolium* – Gewöhnliche Stechpalme, Hülse, Ilex (Aquifoliaceae). Jahrbichte Bochumer Botanischer Verein 7, S. 226-236.
- KLAGES, A. (2021): Die Stechpalme im bayerischen Alpenraum - Gebiet Mangfallgebirge. Bachelorarbeit. Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Fakultät für Wald und Forstwirtschaft, Freising.
- KLEMMT, H.-J.; FALK, W. (2021): Hat die Stechpalme eine Bedeutung für den klimagerechten Waldbau in Bayern? LWF Wissen 85, 41-46.
- KÖLLING, C. (2005): Waldatlas Bayern – Karten, Tabellen und Texte zur Forstlichen Wuchsgebietsgliederung. Freising: Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft.
- KÖLLING, C. (2010): Macht sauer wirklich lustig? LWF aktuell 78, S. 21-24.
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse; mit 54 Tabellen. Jena, Stuttgart, New York: G. Fischer.
- OLLECK, M.; KOHLPAINTNER, M.; MELLERT, K. H.; REGER, B.; GÖTTLEIN, A.; EWALD, J. (2021): Thick forest floors in the Calcareous Alps – Distribution, ecological functions and carbon storage potential. Catena 207, S. 105664. DOI: 10.1016/j.catena.2021.105664.
- PETERKEN, G. F.; LLOYD, P. S. (1967): *Ilex aquifolium* L. The Journal of Ecology 55 (3), S. 841-858. DOI: 10.2307/2258429.
- POTT, R. (1990): Die nacheiszeitliche Ausbreitung und heutige pflanzensoziologische Stellung von *Ilex aquifolium* L. Tuexenia 10, S. 497-512.
- ROLOFF, A. (2001): Baumkronen. Verständnis und praktische Bedeutung eines komplexen Naturphänomens. Stuttgart: Ulmer.
- SAKAI, A. (1981): Freezing Resistance of Broad-Leaved Evergreen Trees in the Warm-Temperate Zone. Low temperature science. Ser. B, Biological sciences 38, S. 1-14.
- SAUTTER, R. (2003): Waldgesellschaften in Bayern. Vegetationskundliche und forstgeschichtliche Darstellung der natürlichen und naturnahen Waldgesellschaften. Landsberg: ecomed.
- SCHMIDT, O. (2021): Die Stechpalme aus tierischer Sicht. LWF Wissen 85, 27-32.
- SCHULTE, U. (2009): Die Stechpalme auf dem Vormarsch. Online verfügbar unter <https://www.waldwissen.net/de/lebensraum-wald/baeume-und-waldpflanzen/straeucher-krautpflanzen/die-stechpalme-auf-dem-vormarsch>, zuletzt geprüft am 12.08.2022.
- SKOU, A.-M. T.; TONEATTO, F.; KOLLMANN, J. (2012): Are plant populations in expanding ranges made up of escaped cultivars? The case of *Ilex aquifolium* in Denmark. Plant Ecology 213 (7), S. 1131-1144. DOI: 10.1007/s11258-012-0071-z.
- STIMM, B.; ROLOFF, A.; LANG, U. M.; WEISGERBER, H. (2014): Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie: Wiley.

- TSCHERMAK, L. (1935): Die Natürliche Verbreitung der Lärche in den Ostalpen. Ein Beitrag zur Ableitung der Standortansprüche der Lärche. Vienna: Springer Vienna.
- VAN HUSEN, D. (1987): Die Ostalpen in den Eiszeiten. Wien: Geologische Bundesanstalt.
- VESTE, M.; KRIEBITZSCH, W.-U. (2019): Photosyntheseverhalten der Stechpalme (*Ilex aquifolium* L.) in milden Winter in Mitteleuropa: Ein ökophysiologischer Vorteil durch den Klimawandel? Allgemeine Forst und Jagdzeitung 7/8 (189), S. 143-153.
- VOLLMANN, F. (1914): Flora von Bayern. Stuttgart: Ulmer.
- WALENTOWSKI, H.; FISCHER, A.; KÖLLING, C.; TÜRK, W.; RUMPEL, A.; EWALD, J. (2020): Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. Ein auf geobotanischer Grundlage entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz. 4. Aufl. Freising: Verlag Geobotanica.
- WALTHER, G.-R.; BERGER, S.; SYKES, M. T. (2005): An ecological 'footprint' of climate change. Proceedings. Biological Sciences 272 (1571), S. 1427-1432. DOI: 10.1098/rspb.2005.3119.
- WAUER, A. (2021): Verehrt, geschätzt, vielseitig verwendet. LWF Wissen 85, S. 33-40.
- ZÄHRING, F. (2021): Die Europäische Stechpalme (*Ilex aquifolium* L.) im Landkreis Berchtesgadener Land. Bachelorarbeit, Fakultät für Wald und Forstwirtschaft, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Freising.
- ZIRNGIBL, K. (2021): *Ilex aquifolium* (Stechpalme) am bayerischen Alpenrand zwischen Isar und Lech. Bachelorarbeit, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Fakultät für Wald und Forstwirtschaft, Freising.

**Entspricht das „Höherwandern“
der Stechpalme (*Ilex aquifolium* L.) in den Bayerischen Alpen
seit Sendtner (1854) der Erwärmung in diesem Zeitraum?**

Sabine Rösler, Michelangelo Olleck & Jörg Ewald

Hochschule Weihenstephan-Triesdorf
Fakultät Wald und Forstwirtschaft
Institut für Ökologie und Landschaft
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 3
D-85354 Freising

* Korrespondierende Autorin: sabine.roesler@hswt.de

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	51
2	Material und Methoden	51
2.1	Historische Fundortangaben zur Stechpalme	51
2.2	Vergleich historischer und aktueller Fundortangaben.....	52
2.3	Auswertung der BAYSICS-Meldungen zur Stechpalme	52
2.4	Anwendung der Shiny-App „TreelinePredict“	53
3	Ergebnisse	53
3.1	Historische Fundorte und rekonstruierte Toponyme	53
3.2	Historische und aktuelle Fundorte im Vergleich.....	54
3.2	Vertikale und horizontale Verbreitung der im BAYSICS-Portal gemeldeten Stechpalmen	56
3.3	TreelinePredict-Simulation zur Stechpalme	60
4	Diskussion	61
5	Dank	63
6	Literatur	63

1 Einleitung

Vorkommen der Stechpalme (*Ilex aquifolium* L.) in den Bayerischen Alpen und ihrem Vorland sind seit langem bekannt (Schrank 1789; Sendtner 1854; Vollmann 1914). Hierbei sind Otto Sendtners Fundortangaben von besonderem Interesse, da er für sein umfassendes Werk „Die Vegetations-Verhältnisse Südbayerns nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie und mit Bezugnahme auf Landescultur“ weite Teile der Bayerischen Alpen selbst erforscht und dabei auch Höhenmessungen durchgeführt hat.

Sendtners Höhenangaben bilden eine Grundlage für das Teilprojekt 6 „Baumgrenzen selbst erkunden“ im Klimaforschungsverbund BAYSICS, bei dem untersucht wird, ob sich die oberen Höhengrenzen von 23 ausgewählten Baumarten – u.a. von *Ilex aquifolium* L. – in den Bayerischen Alpen seither verschoben haben (Rösler et al. 2020). Ein „Höherwandern“ vieler Baumarten in den rund 170 Jahren seit Sendtners Forschungen wird vermutet, da die mittlere Jahrestemperatur seit Mitte des 19. Jahrhunderts – dem Ende der sogenannten Kleinen Eiszeit – um rund 2 °C angestiegen ist (Auer et al. 2007). Bei einem Höhengradienten von 0,48 °C pro 100 m (Ewald 1997) bedeutet dies eine Verschiebung der Wärmegrenzen um bis zu 400 Höhenmeter. In dieser Arbeit werden die historischen Daten von Sendtner für die Stechpalme mit den aktuellen Verbreitungsdaten aus BAYSICS und aus den Abschlussarbeiten (vgl. Olleck und Ewald 2022 in Kapitel II) verglichen. Die Meldungen im BAYSICS-Portal werden ausgewertet, um das „Höherwandern“ der Stechpalme seit Sendtner zu quantifizieren. Mit der Anwendung „TreelinePredict“ wird die Vergrößerung der Fläche simuliert, die von der Stechpalme aus thermischen Gründen besiedelbar ist – seit Sendtner sowie bei einer zukünftigen Erwärmung.

2 Material und Methoden

2.1 Historische Fundortangaben zur Stechpalme

Der Münchner Botaniker Otto Sendtner erforschte Mitte des 19. Jahrhunderts u.a. die Flora der Bayerischen Alpen und führte dabei Höhenmessungen an Gipfeln und bemerkenswerten Fundorten von Gefäßpflanzen durch (Sendtner 1849, 1854). Bei diesen Messungen verwendete er meistens Quecksilber-Barometer, gelegentlich einen Theodoliten. Seine in Pariser Fuß angegebenen Höhenangaben für zahlreiche geographische Punkte in Südbayern (Sendtner 1854: 151-174) werden im BAYSICS-Projekt mit dem Faktor 0,324 in Meter umgerechnet (Rösler et al. 2020).

Für die Stechpalme in Südbayern nennt Sendtner (1854) als Verbreitungsgebiet die gesamten Bayerischen Alpen („in Wäldern und an Waldsäumen auf lehmigem oder mergeligem Boden zerstreut“) mit einer Höhenamplitude von umgerechnet 583-972 m ü. NN („1800-3000“). Im Detail listet er 13 Fundorte auf (Abb. 1), allerdings mit konkreten Höhenangaben nur an der Ruine Werdenfels (umgerechnet 713 m ü. NN) und für seinen eigenen Fund am Blomberg (umgerechnet 907 m ü. NN; auch Herbarbeleg in der Botanischen Staatssammlung München s.u.).

891. *Ilex Aquifolium* L. Um Benedictbeuern Waxlaub. (4—III. A—C. 1800—3000). In Wäldern und an Waldsäumen auf lehmigem oder mergeligem Boden zerstreut. Am Gebhardsberg bei Bregenz nahe der Grenze. Nördliche Vorsprünge des Sailing bei Füssen, Alpeleskopf bei Hohenschwangau bei 12—15' hoch und blühend: Lotzbeck; am Kühberg bei Ammergau blühend: Molendo; um Garmisch an der Ruine Werdenfels bei 2200' von der Frau Reiserin gefunden, an der Rosswand gegen Gschwendt und zwischen Mittenwald und Scharniz: Einsele; häufig um den Wallersee, bei Benedictbeuern auf der Wurzel gegen die Kohlstatt, am Blomberg im Tannenwald 2800' SO mit Blüten (Ende Mai), um Traunstein: Schrank; am Karlsstein bei Reichenhall: v. Spitzl; in der Metzenleithen bei Berchtesgaden: Einsele. β^1 . α^3 . +

Abb. 1: Verbreitungsangaben für die Stechpalme in Südbayern aus Sendtner (1854: 822).

Herbarbelege aus dem 19. Jahrhundert in der Botanischen Staatssammlung München (dankenswerterweise von Dr. Siegfried Springer recherchiert) entsprechen großteils den Angaben in Sendtner (1854) und enthalten keine weiterführenden Details zu Fundort und Meereshöhe:

- „Oberbayern: Säuling bei Füssen, an seinen nördl. Vorbergen“ (Lotzbeck; Juli 1851)
- „Oberbayern: Blomberg, 2800“ (Sendtner, O.; 28. Mai 1849)
- „Habitat ad Traunstein“ (Schränk, F. v. P.; undatiert)
- „Karlstein bei Reichenhall“ (Spitzel, A. von; Mai 1834)
- „Aus der Metzenleithen bei Berchtesgaden“ (Einsele, A.; 18. Mai 1848)

Weitere Herbarbelege aus diesem Zeitraum dokumentieren *Ilex aquifolium* L.-Vorkommen an der Benediktenwand und am Stadlberg südöstlich von Miesbach:

- „Benediktenwand“ (Zuccarini, J. G.; 1820)
- „Stadlberg bei Miesbach“ (Molendo, L.; Juni 1856)

Schränk erwähnt in seiner Flora Bayerns (1789: 427) Stechpalmen-Vorkommen „um Traunstein“ und „um Benediktbeuern“.

2.2 Vergleich historischer und aktueller Fundortangaben

Aus den in diesem Bericht in Kapitel II von Olleck und Ewald (2022) ausgewerteten Abschlussarbeiten liegen 267 Aufnahmeorte mit Höhenangabe vor.

Im BAYSICS-Teilprojekt „Höhengrenzen von Baumarten selbst erkunden“ wird untersucht, wo heute die oberen Höhengrenzen von 23 Baumarten in den Bayerischen Alpen liegen und ob sie sich in den rund 170 Jahren seit Otto Sendtners Zeiten verschoben haben. Um möglichst große Datenmengen zu generieren, wird der *Citizen Science*-Ansatz verfolgt: Bergwanderer suchen beim Abstieg von einem beliebigen Gipfel der Bayerischen Alpen nach den jeweils ersten, höchstgelegenen Vorkommen dieser Baumarten und erfassen die Beobachtungen mithilfe einer eigens entwickelten App am Smartphone oder Desktop im BAYSICS-Portal (<https://www.portal.baysics.de/>; dort auch kostenloser Download der Web-App). Dort werden Baumart, Größe des Baums (kleiner 1 m, 1 bis 3 m, größer 3 m) und Koordinaten (automatische Ortung mittels Smartphone oder am Desktop über Kartenfunktion) eingetragen und ein Foto des Baums hochgeladen.

Für die 13 historischen Fundortangaben von Sendtner (1854, Abb. 1) wurden die heutigen Toponyme mithilfe des Kartenviewers BayernAtlas (Topografische und Historische Karte; Bayer. Landesamt für Digitalisierung, Breitband und Vernetzung 2022) und weiterer Internet-Recherchen rekonstruiert. Für diese 13 Toponyme wurden die jeweils nächstgelegenen aktuellen Stechpalmen-Fundorte im BAYSICS-Portal und aus den Abschlussarbeiten herausgesucht. Der räumliche Umkreis der Suche wurde nicht genau festgelegt, sondern es wurden auch geologisch ähnliche Fundorte in etwas größerer Entfernung mit einbezogen.

2.3 Auswertung der BAYSICS-Meldungen zur Stechpalme

Die in Abschnitt 2.2 beschriebenen Funktionalitäten des BAYSICS-Portals ermöglichen Auswertungen u.a. zur horizontalen und vertikalen Verbreitung der ausgewählten Baumart. Die Meldungen werden online in einer Karte angezeigt. Dort sind über das Tool „Baumgrenze Analyse“ links an der Karte auch einfache Auswertungen möglich (Filtermöglichkeit nach: Baumart, Baumgröße, Meereshöhe, Gebirgsstock), wobei das Ergebnis in der Karte sowie als Graphik visualisiert und in Kontext zu den höchsten Sendtner-Fundpunkten dieser Baumart in diesem Teilgebiet gesetzt wird. Die Punkte mit den Höhenrekorden in der Graphik können mit dem Cursor angesteuert werden, woraufhin der entsprechende Fundpunkt in der Karte rot aufleuchtet. Klickt man den Fundpunkt an, erscheinen in einem kleinen Fenster Detailinformationen zur Beobachtung.

2.4 Anwendung der Shiny-App „TreelinePredict“

Mit dem Werkzeug „TreelinePredict“ lassen sich in BAYSICS die thermisch bedingten Verbreitungsgebiete von Baumarten in den Bayerischen Alpen (Wuchsgebiet 15) als Flächen simulieren (Ye et al. eingereicht). Beliebige Meldungen zu besonders hochgelegenen Baumvorkommen im BAYSICS-Portal können in einer interaktiven Karte angeklickt werden, woraufhin jene Flächen simuliert werden, deren thermisches Mesoklima heute und bei weiterer Erwärmung (+1 °C und +2 °C) weitere Baumvorkommen erwarten lässt.

Grundlage von „TreelinePredict“ ist ein Modell des Wärmehaushalts, in dem das effektive Wärmeklima des Wuchsortes anhand der Wirkung der Parameter Mitteltemperatur der Vegetationszeit (Mai bis September; aus dem Zeitraum 1971 bis 2000), Hangneigung und Exposition auf die Waldvegetation parametrisiert ist (Reger et al. 2011). Alle Wuchsorte, deren Wärmeklima nach diesem Modell (Auflösung 10 m) über dem durch den ausgewählten Baumfund definierten Grenzwert liegt, werden in der Karte als Fläche dargestellt. Fels- und Schuttstandorte, die mangels Böden kein Baumwachstum erlauben, können ausgeblendet werden.

Um die Flächenvergrößerung der potentiellen Ausbreitungsgebiete seit Sendtners Höhenrekord zu visualisieren, wurden die Ergebnisse des „TreelinePredict-Modells“ für einen Sendtner- und den aktuellen Höhenrekord verglichen. Für die historische Angabe wurde der *Ilex*-Fund “am Blomberg im Tannenwald 2800’ SO” (umgerechnet 907 m) von Sendtner (1854) angenommen. Der aktuell höchste Fund ist eine Stechpalme auf ca. 1300 m nahe der Himmelhoosalm im Mangfallgebirge. Die resultierenden Ausbreitungskulissen (Vergleich 1854 vs. 2021, sowie die Zunahme bei der Erwärmung von 1 °C und 2 °C) wurden miteinander verrechnet, um die Zunahme der potentiellen Ausbreitungsfläche von *Ilex aquifolium* L. festzustellen.

3 Ergebnisse

3.1 Historische Fundorte und rekonstruierte Toponyme

Die Originalangaben von Sendtner (1854; Abb. 1) zur Verbreitung der Stechpalme wurden folgenden Toponymen zugeordnet (Tab. 1).

Tab. 1: Rekonstruierte Toponyme für die Fundortangaben in Sendtner (1854).

Nr.	Originaltext Sendtner	zugeordnete Toponyme und Anmerkungen
1	“am Gebhardsberg bei Bregenz nahe der Grenze”	Gebhardsberg in Österreich: 598 m
2	“nördliche Vorsprünge des Sailing bei Füssen”	Säuling-Gipfel: 2047 m
3	“Alpeleskopf bei Hohenschwangau”	Älpeleskopf-Gipfel: 1591 m
4	“am Kühberg bei Ammergau”	ö Oberammergau, ab ca. 880 m bis 1141 m oder höher
5	“um Garmisch an der Ruine Werdenfels bei 2200”	umgerechnet 713 m, Ruine Werdenfels: 790 m
6	“an der Rosswand gegen Gschwendt”	Roßwank-Gipfel: 1688 m; Gschwandt: 1017 m
7	“zwischen Mittenwald und Scharnitz”	Mittenwald: 915 m; Scharnitz, Grenzübergang: 955 m
8	“um den Wallersee”	Walchensee, Seespiegel: 802 m
9	“bei Benedictbeuern auf der Wurzel gegen die Kohlstatt”	Diensthütte Kohlstatthütte (1026 m) ö Dachsenberg
10	“am Blomberg im Tannenwald 2800’ SO”	umgerechnet 907 m ü. NN
11	“um Traunstein”	Traunstein
12	“am Karlsstein bei Reichenhall”	Ruine der Gipfelburg: 615 m
13	“in der Metzenleithen bei Berchtesgaden”	historische Gnothschaft an der Kneifelspitze, höchstes Anwesen Gasperl auf 923 m; https://de.wikipedia.org/wiki/Metzenleiten

3.2 Historische und aktuelle Fundorte im Vergleich

Für diese 13 Toponyme wurden die jeweils nächstgelegenen Fundorte aus dem BAYSICS-Portal und den Abschlussarbeiten zusammengestellt (Tab. 2).

Tab. 2: Funde aus den Abschlussarbeiten (mit Aufnahmeummer) und dem BAYSICS-Portal im Umfeld der Sendtner-Fundorte ("k.A." = keine Angabe für diesen Sendtner-Fundort).

Nr.	Fundorte Sendtner	Nächstgelegene Aufnahmeorte Abschlussarbeiten	Nächstgelegene Fundorte BAYSICS-Portal (Stand 20.07.2022)
1	Gebhardsberg bei Bregenz / Österreich	Stadt Lindau und nördlich angrenzend: Nr. 255, 405 m; Nr. 256, 408 m; Nr. 259, 475 m; Nr. 260, 474 m; Nr. 262, 492 m; Nr. 263, 429 m; Nr. 264, 435 m	k. A.
2	Säuling	k. A.	k. A.
3	Äpeleskopf	k. A.	k. A.
4	Kühberg bei Oberammergau	Kühberg: Nr. 28, 889 m Gebiet Ettal - Oberau: Nr. 29, 1187 m; Nr. 30, 768 m; Nr. 31, 872 m; Nr. 34, 658 m Hörnle-Gebiet, Bad Kohlgrub, Grafenaschau: Nr. 57, 1122 m; Nr. 8, 932 m; Nr. 10, 789 m; Nr. 11, 687 m; Nr. 19, 798 m; Nr. 20, 877 m; Nr. 12, 638 m	Laber: 900 m Hörnle-Gebiet: 1070 m und 1080 m Grafenaschau: 700 m
5	Ruine Werdenfels bei 713 m	Wank-Hangfuß am Ortsrand von Partenkirchen: Nr. 32, 779 m zwischen Ettal und Oberau: Nr. 29, 1187 m; Nr. 30, 768 m; Nr. 31, 872 m; Nr. 34, 658 m Estergebirge ö Oberau und ö Eschenlohe: Nr. 33, 1154 m; Nr. 39, 1159 m	Estergebirge ö Oberau: 1140 m
6	Roßwank - Gschwandt	Wank-Hangfuß am Ortsrand von Partenkirchen: Nr. 32, 779 m Estergebirge ö Oberau und ö Eschenlohe: Nr. 33, 1154 m; Nr. 39, 1159 m	Estergebirge ö Oberau: 1140 m
7	zwischen Mittenwald und Scharnitz	k.A.	k.A.
8	um den Walchensee	im Ort Walchensee (Nr. 40, 895 m), nw des Orts Walchensee: Nr. 41, 1117 m; Nr. 42, 833 m w Altlach: Nr. 49, 828 m	ö Urfeld: 800 m
9	Benediktbeuern/ Kohlstatt	Dachsenberg sw Kohlstatthütte: Nr. 54, 901 m NW-Rand von Kochel: Nr. 26, 592 m SO-Rand von Kochel: Nr. 48, 690 m Steinbachtal osö Bichl: Nr. 35, 676 m	Kienstein ssö Kochel: 860 m, 1050 m sö Buchenauer Kopf: 1090 m

Tab. 2: Funde aus den Abschlussarbeiten (mit Aufnahmenummer) und dem BAYSICS-Portal im Umfeld der Sendtner-Fundorte ("k.A." = keine Angabe für diesen Sendtner-Fundort). (Fortsetzung)

Nr.	Fundorte Sendtner	Nächstgelegene Aufnahmeorte Abschlussarbeiten	Nächstgelegene Fundorte BAYSICS-Portal (Stand 20.07.2022)
10	Blomberg bei 907 m	Steinbachtal osö Bichl: Nr. 35, 676 m östlich der Isar, zwischen Lenggries und Bad Wiessee: Nr. 153, 1126 m; Nr. 154, 814 m	sö Buchenauer Kopf: 1090 m
11	um Traunstein	n Chieming: Nr. 213, 560 m zwischen Bergen und Siegsdorf: Nr. 168, 655 m; Nr. 202, 650 m; Nr. 222, 700 m; Nr. 223, 670 m	Traunreut: 550 m
12	Karlstein	Gebiet Thumsee – Karlstein – Bad Reichenhall westlich der Saalach: Nr. 64, 585 m; Nr. 65, 560 m; Nr. 66, 630 m; Nr. 67, 600 m; Nr. 68, 630 m; Nr. 72, 575 m; Nr. 74, 620 m; Nr. 75, 470 m; Nr. 80, 550 m; Nr. 92, 670 m; Nr. 94, 630 m; Nr. 100, 720 m	NW-Fuß des Lattengebirges sö Bayerisch Gmain: 890 m, 1090 m
13	Kneifelspitze / Metzenleithe bei Berchtesgaden	Metzenleiten: Nr. 89, 930 m nw Maria Gern: Nr. 95, 935 m Bischofswiesen/Kastenstein: Nr. 85, 780 m Bischofswiesen / Winkl: Nr. 81, 680 m n Hintergern: Nr. 77, 780 m; Nr. 82, 820 m; Nr. 83, 920 m; Nr. 84, 880 m	nw Maria Gern: 940 m

An sechs Sendtner-Fundorten (von 13) wurde die Stechpalme mit entsprechender räumlicher Unschärfe bestätigt bzw. wiedergefunden (Tab. 3, Nummerierung wie Tab. 1). Leider gab es keine Wiederfunde an den beiden einzigen Sendtner-Fundorten mit Höhenangabe (Ruine Werdenfels und Blomberg), sodass keine ortsscharfen Höhenvergleiche mit aktuellen Daten möglich sind.

Tab. 3: Sendtner-Fundorte, die im Rahmen der Abschlussarbeiten und/oder durch Meldungen im BAYSICS-Portal bestätigt wurden.

Nr.	Originaltext Sendtner	Aktuelle Fundorte
4	“am Kühberg bei Ammergau”	am Kühberg (bei Oberammergau)
6	“an der Rosswand gegen Gschwendt”	am Hangfuß des Wank (bei Garmisch-Partenkirchen)
8	“um den Wallersee”	um den Walchensee
9	“bei Benedictbeuern auf der Wurzel gegen die Kohlstatt”	Dachsenberg sw Kohlstatthütte (sö Benediktbeuren)
12	“am Karlsstein bei Reichenhall”	im Gebiet Thumsee – Karlstein – Bad Reichenhall
13	“in der Metzenleithen bei Berchtesgaden”	Metzenleite (n Berchtesgaden)

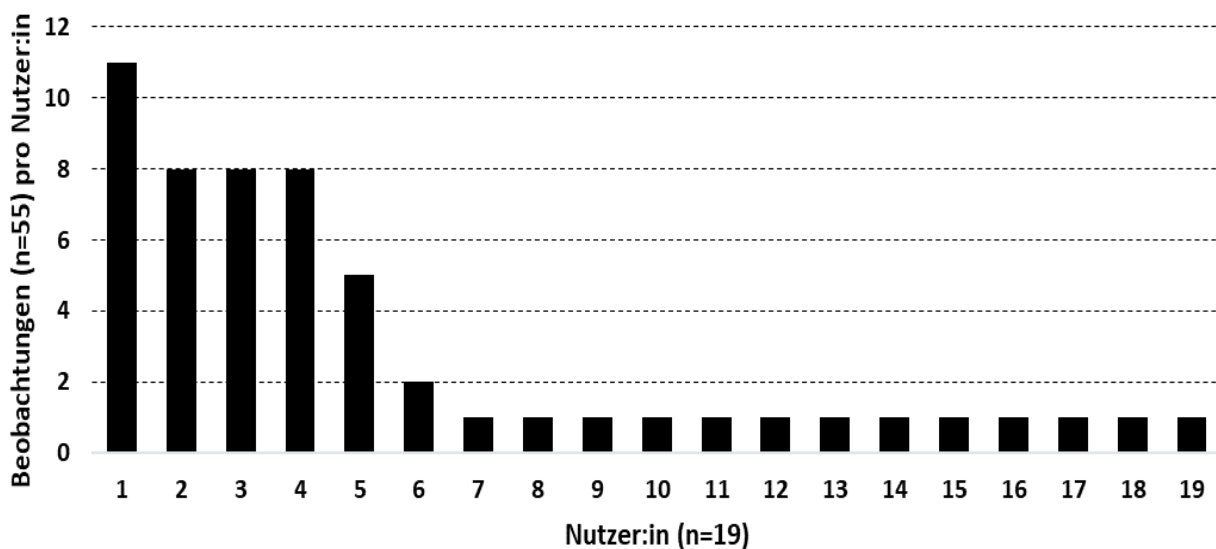
Auch die Fundorte der beiden Herbarbelege aus dem 19. Jahrhundert (vgl. Abschnitt 2.1) konnten bestätigt werden (Tab. 4).

Tab. 4: Funde aus den Abschlussarbeiten und dem BAYSICS-Portal in der Nähe der Fundorte der Herbarbelege.

Fundorte Herbarbelege	Nächstgelegene Aufnahmeorte Abschlussarbeiten	Nächstgelegene Beobachtungen BAYSICS-Portal (Stand 20.07.2022)
„Benediktenwand“ (Zuccarini, J. G.; 1820)	Südseite Brauneck bis Jachenau: Nr. 17, 1013 m; Nr. 36, 967 m wsw und sw der Benediktenwand, s von Rabenkopf und Glaswand: Nr. 50, 1044 m; Nr. 51, 940 m; Nr. 52, 1225 m; Nr. 53, 1142 m; Nr. 55, 962 m	Südseite Benediktenwand-Brauneck- Gebiet: 1030 m, 1160 m; Langenecksattel: 1140 m
„Stadlberg bei Miesbach“ (Molendo, L.; Juni 1856)	Stadlberg-Loidlsee-Bemberg: Nr. 126, 787 m; Nr. 127, 805 m; Nr. 135, 845 m	k. A.

3.2 Vertikale und horizontale Verbreitung der im BAYSICS-Portal gemeldeten Stechpalmen

Für die Stechpalme wurden im BAYSICS-Portal (Stand 10.05.2022) von 19 Nutzer:innen insgesamt 55 Beobachtungen gemeldet (Abb. 2). Davon gaben 6 Nutzer:innen mehrere Meldungen ab (max. 11 Beobachtungen), 13 Nutzer:innen jeweils nur eine Meldung.

**Abb. 2: Anzahl der Stechpalmen-Meldungen pro Nutzer:in im BAYSICS-Portal (Stand: 10.05.2022).**

Von diesen 55 Stechpalmen-Meldungen stammen 25 Meldungen aus Gebieten nördlich der Bayerischen Alpen, z.B. vom Hohenpeißenberg, aus dem Forstenrieder Park oder aus den Isarauen. Aus dem Gebiet der Bayerischen Alpen sind es 30 Meldungen verteilt auf 4 von 8 Teilregionen (Tab. 5).

Abbildung 3 zeigt die räumliche Verteilung der Stechpalmen-Beobachtungen (hellblaue Punkte) im BAYSICS-Portal für die Bayerischen Alpen und das Alpenvorland sowie die höchstgelegene Stechpalme in Sendtner (1854, brauner Punkt). Im Analysetool „Baumgrenze Analyse“ werden die höchsten BAYSICS-Funde nach Baumgröße aufgegliedert dargestellt und die Meereshöhe des insgesamt höchsten Fundes angezeigt. Der aktuelle Höhenrekord im BAYSICS-Portal liegt bei 1300 m, der historische Rekord (Sendtner 1854) bei 907 m.

Tab. 5: BAYSICS-Meldungen für die Stechpalme in den 8 Teilregionen der Bayerischen Alpen (Stand: 10.05.2022).

Teilregion	Anzahl
Bregenzer Wald	-
Allgäuer Hochalpen und Vilser Gebirge	-
Ammergebirge und Wettersteingebirge	4
Kocheler Berge und Karwendelgebirge	12
Mangfallgebirge	11
westliche Chiemgauer Alpen	-
Östliche Chiemgauer Alpen, Lattengebirge und Untersberg	3
Nationalpark Berchtesgaden und Reiter-Alm	-
gesamt	30

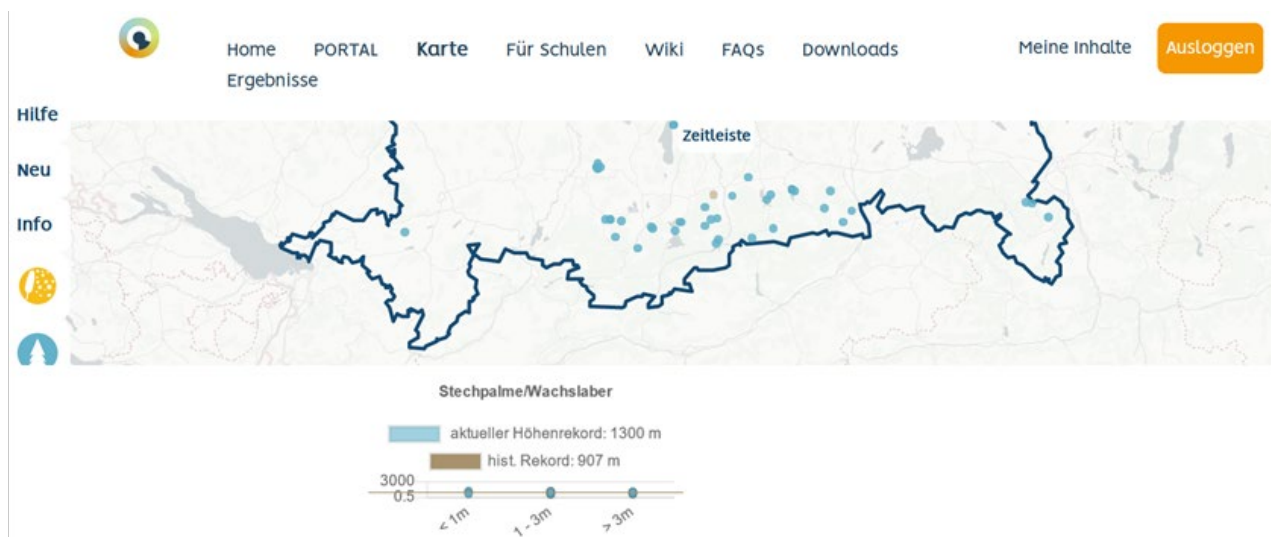


Abb. 3: Oben: Karte im BAYSICS-Portal mit den Meldungen für die Baumart „Stechpalme“ (Stand: 10.05.2022). Unten: Baumgrenze-Analyse (über Baumsymbol am linken Kartenrand geöffnet) für alle Gebirgsstöcke der Bayerischen Alpen, alle 3 Baumgrößen-Kategorien und für den gesamten Höhenbereich der Bayerischen Alpen (hellbau: Meldungen im BAYSICS-Portal; braun: Rekord-Fund von Sendtner (1854)).

Nach Teilregion und Baumgröße aufgeschlüsselt, liegen die beiden höchsten Funde im Mangfallgebirge: auf 1300 m Höhe (Baumgröße < 1 m) bzw. 1210 m Höhe (Baumgröße 1-3 m). Die höchste baumförmige Stechpalme (> 3 m) wurde aus der Region Ammergebirge & Wettersteingebirge auf 1080 m gemeldet (Tab. 6 und Abb. 4).

Tab. 6: Höchste Stechpalmen-Beobachtungen pro Teilregion im BAYSICS-Portal (Stand: 10.05.2022), untergliedert nach Baumgröße; zum Vergleich die zwei Höhenangaben bei Sendtner (Ruine Werdenfels: 713 m, Blomberg 907 m).

Teilregion	< 1 m	1 – 3 m	> 3 m	Sendtner
Ammergebirge & Wettersteingebirge (N = 4)	1070 m	900 m	1080 m	713 m
Kocheler Berge & Karwendelgebirge (N = 12)	1090 m	1160 m	950 m	907 m
Mangfallgebirge (N = 11)	1300 m	1210 m	1060 m	
Östliche Chiemgauer Alpen, Lattengebirge & Untersberg (N = 3)	1090 m	-	940 m	
gesamt (N = 30)	1300 m	1210 m	1080 m	

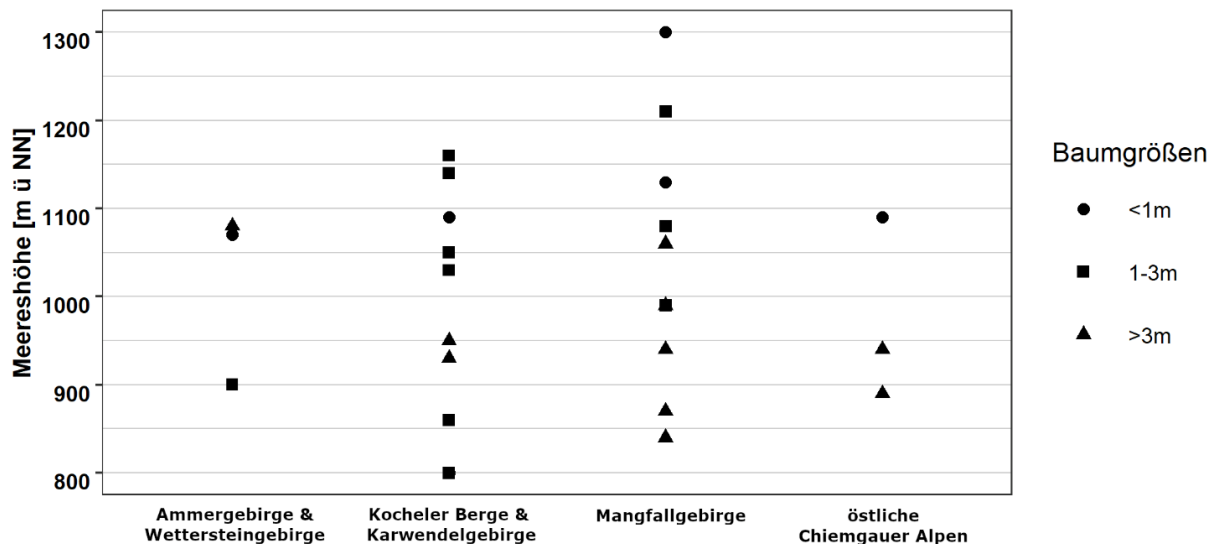


Abb. 4: Höhenverteilung der BAYSICS-Meldungen für die Größenkategorien in den 4 Teilregionen des Untersuchungsgebietes.

Die Abbildungen 5 bis 8 zeigen Auswertungen mit dem Analysetool „Baumgrenze Analyse“ für die einzelnen Teilregionen. Für die jeweilige Teilregion werden die Stechpalmen-Meldungen mit hellblauen Punkten in der Karte dargestellt sowie die aktuellen und historischen Höhenrekorde in dieser Teilregion angezeigt (weitere Filtermöglichkeit nach Baumgröße und Meereshöhe).

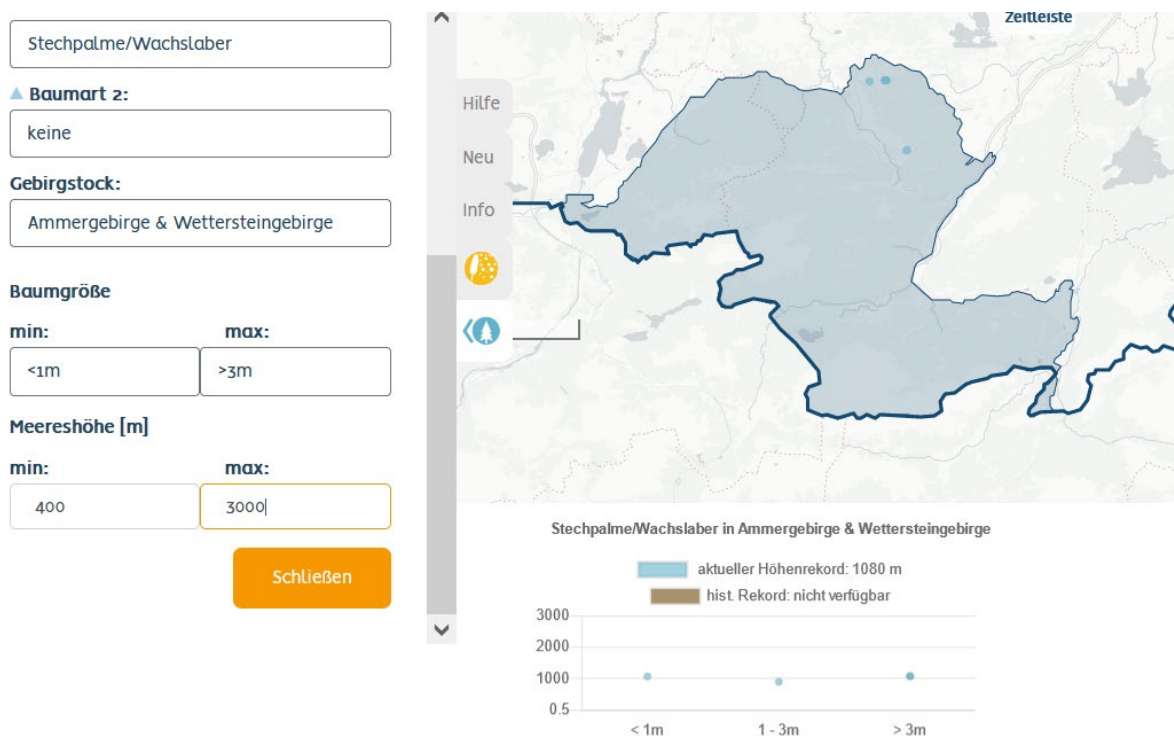


Abb. 5: Auswertung im BAYSICS-Portal für die Baumart „Stechpalme“ in der Teilregion „Ammergebirge & Wettersteingebirge“ (in der Karte grau hinterlegt), alle Baumgrößen, Meereshöhe 400-3000 m (hellblau: Meldungen im BAYSICS-Portal; braun: Rekord-Funde von Sendtner (1854)).

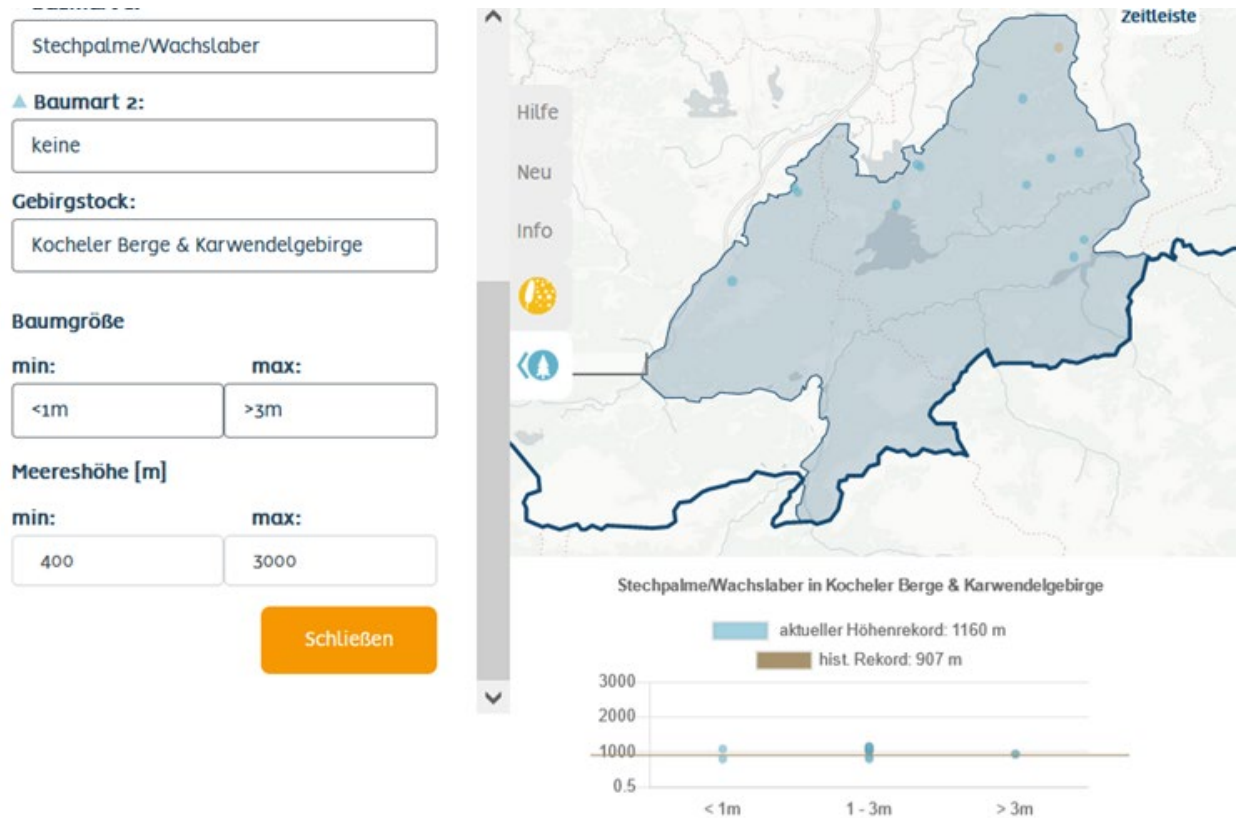


Abb. 6: wie Abb. 5 für „Kocheler Berge & Karwendelgebirge“.

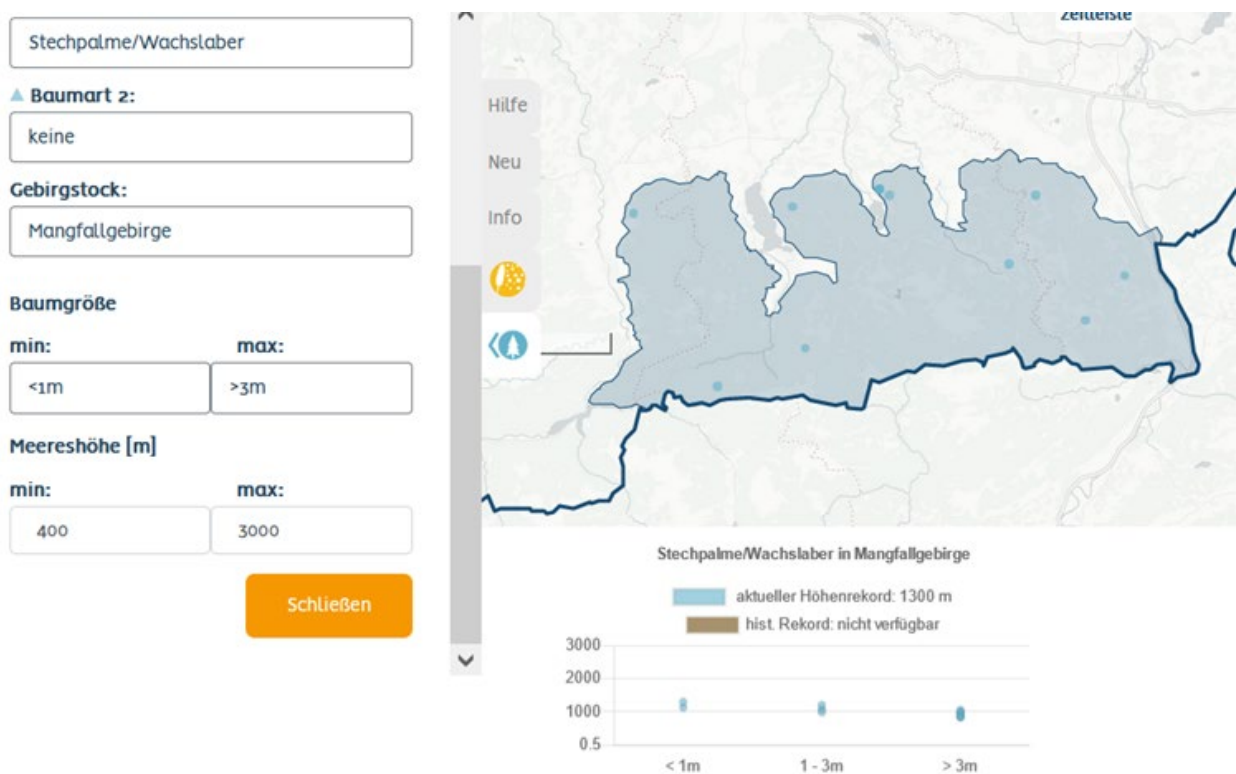


Abb. 7: wie Abb. 5 für „Mangfallgebirge“.

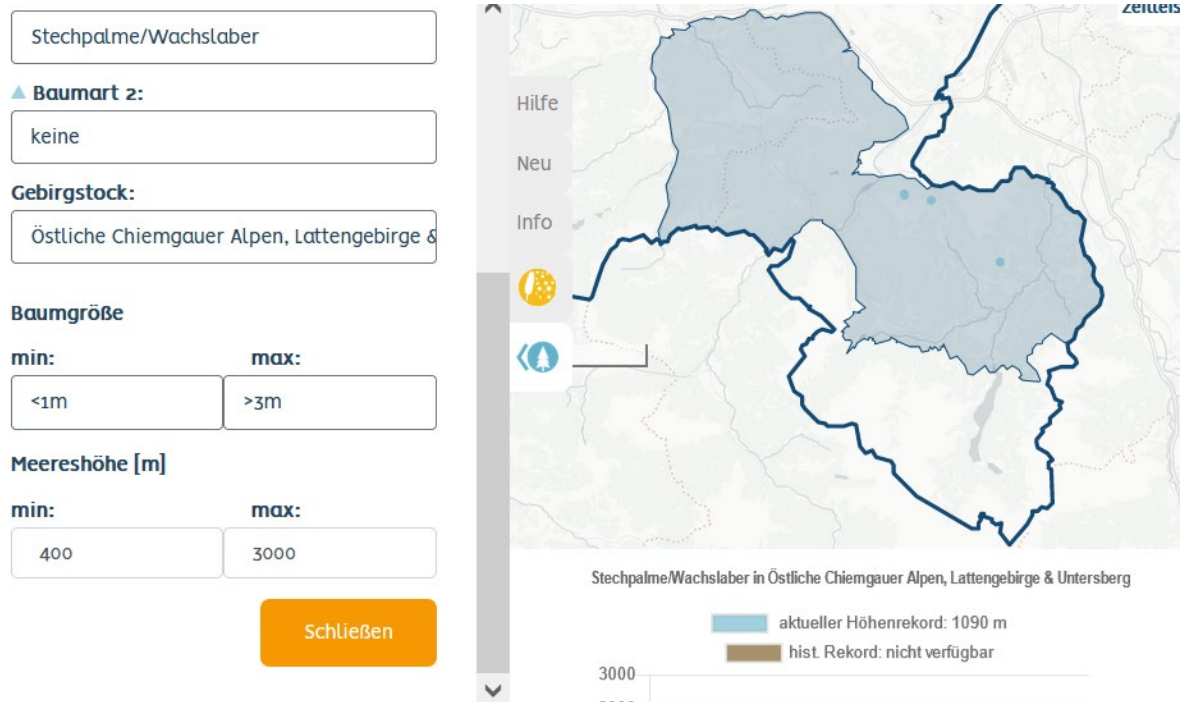


Abb. 8: wie Abb. 5 für „Östliche Chiemgauer Alpen, Lattengebirge & Untersberg“.

3.3 TreelinePredict-Simulation zur Stechpalme

Abbildung 9 zeigt eine TreelinePredict-Auswertung für die im BAYSICS-Portal gemeldete Stechpalme bei der Himmelhoos-Alm im Brunnstein-Gebiet (Mangfallgebirge), gleichzeitig höchster Fund der Abschlussarbeiten. Nach Eingabe der Baumart „Stechpalme“ und der Größe des Baums „<1 m“ werden in der kleinen Übersichtskarte entsprechende Beobachtungen als hellblaue Pins zum Auswählen angezeigt. Für die ausgewählte Beobachtung wird hier die aktuelle Wärmegrenze als rosafarbene Fläche visualisiert.

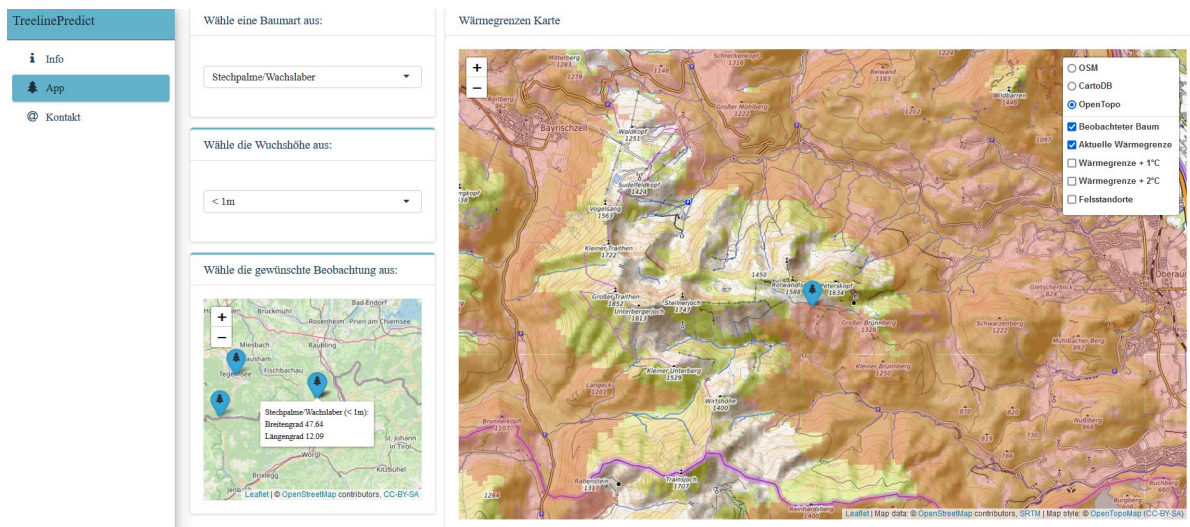


Abb. 9: TreelinePredict-Auswertung für die im BAYSICS-Portal gemeldete Stechpalme (< 1 m) im Mangfallgebirge auf 1300 m Höhe.

Der Vergleich von historischen und aktuellen potentiellen Verbreitungsgebieten der Stechpalme zeigt eine klare Tendenz (Abb. 10). 1854 betrug die modellierte potentielle Fläche im Wuchsgebiet 15 - Bayerische Alpen ca. 90.510 ha. Der höchste *Ilex*-Fund von 2021 liefert eine Ausbreitungskulisse von 309.935 ha, was einer Zunahme von über 240% entspricht. Das aktuelle Wärmeszenario von + 1 °C und +2 °C ergeben sogar eine Zunahme von 340% bzw. 407% seit 1854.

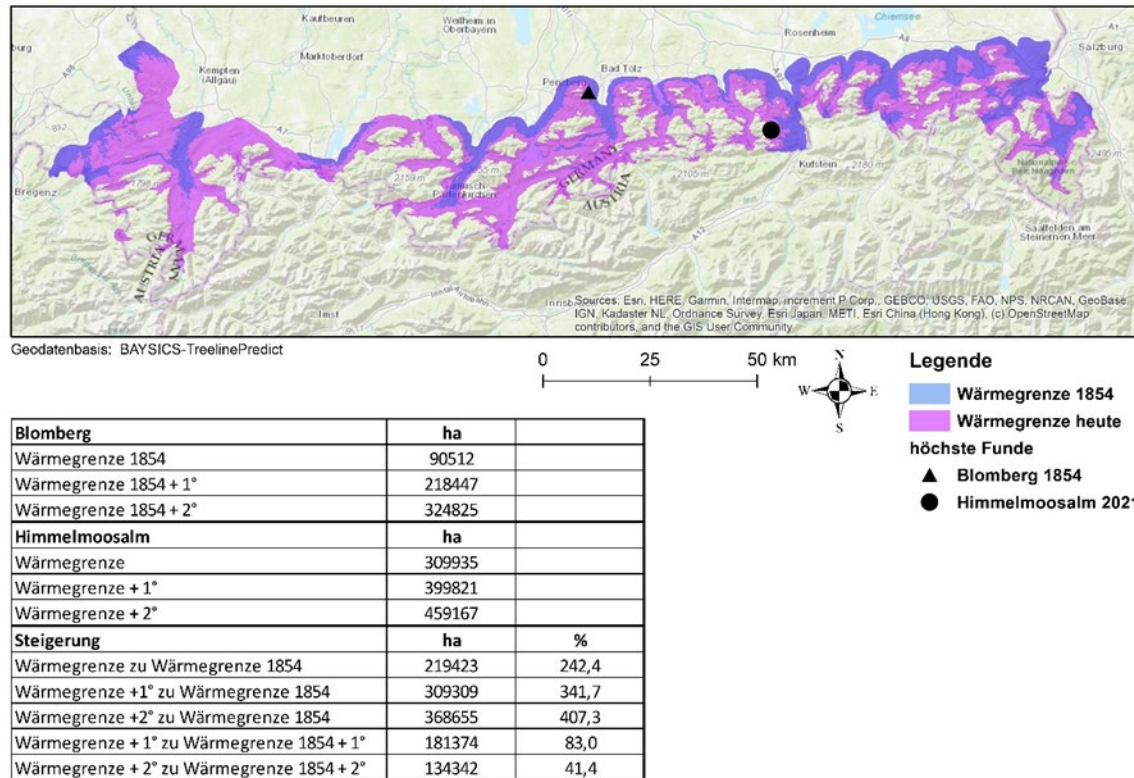


Abb. 10: Veränderung der Wärmegrenzenflächen von 1854 und 2021. (Datenbasis BAYSICS-TreelinePredict, Ye et al. eingereicht).

4 Diskussion

Nur für zwei historische Fundorte gibt es bei Sendtner (1854) Höhenangaben: bei der Ruine Werdenfels (Ammergebirge) und am Blomberg (Kocheler Berge). Leider gab es an diesen Orten und in ihrer Umgebung weder bei den Abschlussarbeiten noch bei BAYSICS Stechpalmen-Beobachtungen. Der Vergleich mit den höchsten nächstgelegenen aktuellen Fundorten lässt jedoch auf ein Ansteigen der oberen Höhengrenze um mehrere hundert Höhenmeter schließen:

- Sendtner-Fundort "Ruine Werdenfels": Anstieg am Westhang des Loisachtal um 441 bis 474 m, am Osthang des Loisachtals um bis zu 427 m.
- Sendtner-Fundort "Blomberg": Anstieg im gleichen Gebirgsstock um 183 m, Anstieg im Gebirgsstock östlich der Isar um 219 m.

Beide Vergleichsfundorte befinden sich in den Flysch-Gebieten am Nordrand der Bayerischen Alpen. Der höchste Berg in der Umgebung des Blombergs (höchste Stelle auf 1248 m) ist der Zwieselberg mit nur 1348 m Gipfelhöhe. Die höchsten Erhebungen im Flysch-Gebiet östlich der Isar erreichen 1370 m. Theoretisch wäre daher im Umfeld des Blombergs ein maximaler Anstieg um 341 m bis auf den Blomberg-Gipfel bzw. um 441 m bis auf den Zwieselberg-Gipfel möglich.

Tab. 7: Höhendifferenzen zu den jeweils höchsten der nächstgelegenen Fundorte aus Tab. 2.

Fundorte Sendtner	Höchste nächstgelegene Fundorte Abschlussarbeiten	Diff.	Höchste nächstgelegene Fundorte BAYSICS-Portal	Diff.
“um Garmisch an der Ruine Werdenfels bei 2.200”“ (Ammergebirge w Burgrain), umgerechnet: 713 m	Ammergebirge nÖ Oberau: Nr. 29, 1187 m Estergebirge / Kocheler Berge ö Oberau: Nr. 33, 1154 m Estergebirge / Kocheler Berge ö Eschenlohe: Nr. 39, 1159 m	474 m 441 m 446 m	Estergebirge ö Oberau: 1140 m	427 m
“am Blomberg im Tannenwald 2.800’ SO” (Kocheler Berge sÖ Bad Heilbrunn), umgerechnet: 907 m	Tegernseer Berge / Mangfallgebirge zwischen Lenggries und Bad Wiessee: Nr. 153, 1126 m	219 m	Kocheler Berge sÖ Benediktbeuren, sÖ Buchenauer Kopf: 1090 m	183 m

Die absoluten Anstiege der Rekordbäume kann man an Hand des thermischen Höhengradienten von 0,48 °C pro 100 m in Temperaturäquivalente umrechnen (Ewald 1997; Fliri 1975). Ein Anstieg von 1,8 °C bedeutet demnach ein Höhersteigen um 375 Höhenmeter.

Der ermittelte Anstieg von 393 m beim Vergleich der höchsten Funde („Blomberg“ von Sendtner vs. Abschlussarbeiten) entspricht diesem Wert relativ genau. Für „Ruine Werdenfels“ wurde mit 474 m ein noch höherer Anstieg ermittelt, der rechnerisch einem Temperaturanstieg um 2,3 °C entspricht.

Tab. 8: Gegenüberstellung der Meereshöhe historischer und aktueller *Ilex*-Fundorte.

Fundorte Sendtner mit Höhenangabe	höchste Vergleichsfundorte aus Abschlussarbeiten und BAYSICS-Portal	Höhen-Differenz	Temperatur-Äquivalent	375 m-Anstieg erreicht?
“Ruine Werdenfels” umgerechnet: 713 m	Ammergebirge nÖ Oberau (Nr. 29): 1187 m	+ 474 m	+ 2,3 °C	zu 126%
“Blomberg” umgerechnet: 907 m	Tegernseer Berge / Mangfallgebirge zwischen Lenggries und Bad Wiessee (Nr. 153): 1126 m	+ 219 m	+ 1,1 °C	zu 58%
“Blomberg” als insgesamt höchster Fundort bei Sendtner (1854) umgerechnet: 907 m	insgesamt höchster Fundort (< 1 m, Mangfallgebirge): 1300 m	+ 393 m	+ 1,9 °C	zu 105%

Der Vergleich der historischen und aktuellen Höhenrekorde zeigt, dass sich die Höhenverbreitung von *Ilex aquifolium* L. in den Bayerischen Voralpen in den letzten knapp 170 Jahren deutlich nach oben verschoben hat. Die potentiell von *Ilex* besiedelbare Fläche ist laut Modell im Untersuchungsgebiet stark gestiegen und wird sich vermutlich durch die klimabedingte Temperaturerhöhung weiter vergrößern (Ewald 2021). Diese Ausbreitung der Stechpalme konnte auch in diversen Studien in Nordeuropa bestätigt werden (Skou et al. 2012; Walther et al. 2005; Bañuelos et al. 2003).

5 Dank

Das interdisziplinäre Verbundforschungsprojekt BAYSICS wird im Zeitraum 2018-2023 im Rahmen des Bayerischen Klimaforschungsnetzwerks bayklif vom Bayerischen Staatsministerium für Wissenschaft und Kunst gefördert.

6 Literatur

AUER, I.; BÖHM, R.; JURKOVIC, A.; LIPA, W.; ORLIK, A.; POTZMANN, R.; SCHÖNER, W.; UNGERSBÖCK, M.; MATULLA, C.; BRIFFA, K.; JONES, P.; EFTHYMIADIS, D.; BRUNETTI, M.; NANNI, T.; MAUGERI, M.; MERCALLI, L.; MESTRE, O.; MOISSELIN, J.-M.; BEGERT, M.; MÜLLER-WESTERMEIER, G.; KVERTON, V.; BOCHNICEK, O.; STASTNY, P.; LAPIN, M.; SZALAI, S.; SZENTIMREY, T.; CEGNAR, T.; DOLINAR, M.; GAJIC-CAPKA, M.; ZANINOVIC, K.; MAJSTOROVIC, Z.; NIEPLOVA, E. (2007): HISTALP – historical instrumental climatological surface time series of the Greater Alpine Region. *International Journal of Climatology* 27 (1), S. 17-46.

BAÑUELOS, M. J.; KOLLMANN, J.; HARTVIG, P.; QUEVEDO, M. (2003): Modelling the distribution of *Ilex aquifolium* at the north-eastern edge of its geographical range. *Nordic Journal of Botany* 23 (1), S. 129-142. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2003.tb00374.x.

BAYER. LANDESAMT FÜR DIGITALISIERUNG, BREITBAND UND VERNETZUNG (2022): BayernAtlas <https://geoportal.bayern.de/bayernatlas/>

EWALD, J. (1997): Die Bergmischwälder der Bayerischen Alpen. *Dissertationes Botanicae* 290.

EWALD, J. (2021): Ausbreitung von *Ilex aquifolium* als Beitrag zur Laurophyllisierung mitteleuropäischer Wälder? *LWF Wissen* 85, S. 19-26.

FLIRI, F. (1975): Das Klima der Alpen im Raume von Tirol. *Monographien zur Landeskunde Tirols* 1, 454 S., Universitätsverlag Wagner, Innsbruck-München.

REGER, B.; KÖLLING, C.; EWALD, J. (2011): Modelling effective thermal climate for mountain forests in the Bavarian Alps: Which is the best model? *Journal of Vegetation Science* 22, S. 677-687, <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1654-1103.2011.01270.x>, 2011.

RÖSLER, S.; OLLECK, M.; EWALD, J. (2020): Klimaforschung auf Otto Sendtners Spuren – mit Citizen Science die Baumgrenzen in den Bayerischen Alpen untersuchen. *Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt* 85, S. 159-172.

SCHRANK, F. V. P. (1789): Die Baierische Flora. Bd. 1, 753 S., München.

SENDTNER, O. (1849): Beobachtung von Höhengrenzen solcher phanerogamischer Pflanzen, welche in den Hochebenen Münchens vorkommend, in den Algäuer Alpen die Grenze der Buche erreichen oder übersteigen. *Flora* 32(8): 353-365.

SENDTNER, O. (1854): Die Vegetations-Verhältnisse Südbayerns nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie und mit Bezugnahme auf Landescultur. Literarisch-artistische Anstalt; 910 S., 18 Holzschnitte, 9 Tafeln, 1 Karte, München. <https://www.bavarikon.de/object/bav:BSB-MDZ-00000BSB10378582?cq=Sendtner%2C+Otto&p=1&lang=de>

SKOU, A.-M.; TONEATTO, F.; KOLLMANN, J. (2012): Are plant populations in expanding ranges made up of escaped cultivars? The case of *Ilex aquifolium* in Denmark. *Plant Ecology* 213, S. 1131-1144. DOI: 10.1007/s11258-012-0071-z.

VOLLMANN, F. (1914): Flora von Bayern. 840 S., Stuttgart.

WALTHER, G.-R.; BERGER, S.; SYKES, M. T. (2005): An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings. Biological Sciences* 272 (1571), S. 1427-1432. DOI: 10.1098/rspb.2005.3119.

YE, Y.; KLOOS, S.; LÜPKE, A.; BATSAIKHAN, A.; EWALD, J.; RÖSLER, S.; REGER, B.; RAU, H.; MENZEL, A. (eingereicht): NatureExplorer – an interactive R Shiny toolbox for citizen science research on exploring climate change impacts.

Analyse der genetischen Diversität der Europäischen Stechpalme mithilfe von Plastiden DNS Sequenzen und Kernmikrosatelliten

Florian Gibis, Toni Kastner, Alina Höwener & Hanno Schaefer*

Technische Universität München
Professur für Biodiversität der Pflanzen
Emil-Ramann-Straße 2
D-85354 Freising

* Korrespondierender Autor: hanno.schaefer@tum.de

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	69
2 Material und Methoden	69
2.1 Pflanzenmaterial	69
2.2 DNS-Extraktion und Sequenzierung	72
3 Ergebnisse	73
3.1 Genetische Diversität im Chloroplasten-Genom	73
3.2 Genetische Diversität im Kerngenom: ITS und Mikrosatelliten	73
4 Diskussion	78
5 Literatur	79

1 Einleitung

Mithilfe genetischer Analysen sollte in diesem Teilprojekt geklärt werden, ob (a) die Stechpalmen-Vorkommen im bayerischen Alpenraum ein genetisch eigenständiges Vorkommen darstellen und (b) dieses Vorkommen durch Vermischung mit in Gärten gepflanzten Stechpalmen bedroht sein könnte, die möglicherweise aus Baumschulen in Norddeutschland oder den Niederlanden stammen.

Es wurden drei verschiedene Ansätze verfolgt: a) Plastiden-DNS-Sequenzen und Mikrosatelliten-Regionen von 85 in Gärten und naturnahen Bereichen im Alpenraum gefundenen Stechpalmen wurden verglichen (Bachelorarbeit Kastner 2022); (b) Um einen Einblick in die Gesamtdiversität der Art zu bekommen, wurde DNS von 25 Stechpalmen aus dem gesamten Verbreitungsgebiet der Art von Marokko über Spanien, Frankreich, England und Dänemark bis nach Griechenland plus eine Vergleichsprobe der Kanaren-Stechpalme, *Ilex canariensis*, extrahiert, sequenziert und miteinander verglichen (Forschungspraktikum F. Gibis); (c) Im dritten Ansatz wurden mittels Illumina Sequenzierung die kompletten Genome von 21 ausgewählten *Ilex*-Proben ausgelesen und vergleichend analysiert (siehe Ortiz et al. 2022 in Kapitel V).

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenmaterial

Blattproben wurden entweder direkt im Feld in Plastikbeuteln mit Silica Gel als Trocknungsmittel gesammelt oder von Herbarbelegen abgenommen. In Einzelfällen wurden auch Samen zur DNS-Extraktion verwendet. Die Auswahl der Bäume erfolgte im Alpenraum über Transekte, die vom Siedlungsraum bis in möglichst naturnahe Gebiete gelegt wurden, um jeweils einen sicher gepflanzten Baum, einen im ortsnahen Bereich und ein sicher wildes Exemplar besammeln zu können (Abb. 1).

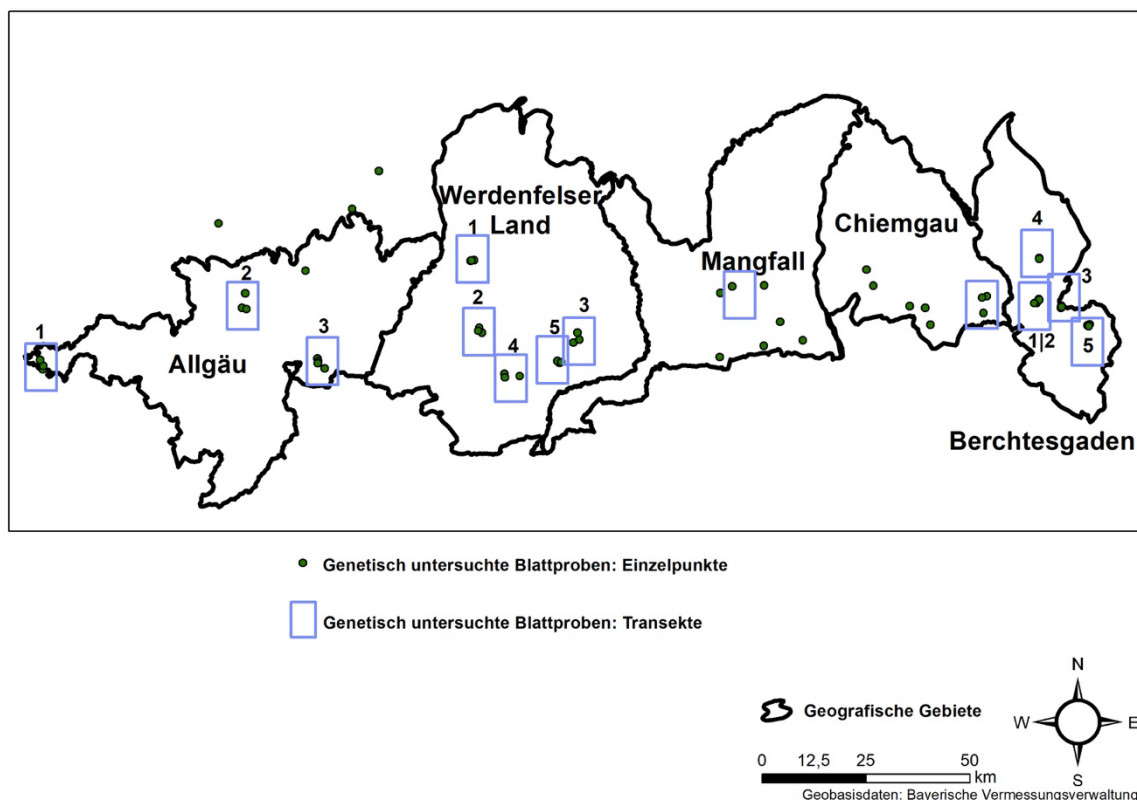


Abb. 1: Transekte bzw. Sammelpunkte im (Vor-) Alpenraum.

Bei den meisten Probeebäumen erfolgte eine fotografische Dokumentation im Gelände. Die Fotos wurden auf die website www.inaturalist.org der California Academy of Sciences hochgeladen, wo sie inklusive geographischer Position frei zugänglich sind. Die Auswahl der Herbarbelege erfolgte in der Botanischen Staatssammlung München (M) nach geographischen Kriterien, um möglichst das Gesamtareal der Art abzudecken, und nach Alter bzw. Erhaltungszustand des Beleges. Eine Übersicht aller verwendeten Proben gibt Tabelle 1.

Tab. 1: Verwendetes Pflanzenmaterial.

Nummer	iNaturalist ID	A	Fundort	Sammler	Sammel- datum
HS 5596	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Freising, Garten am Schafhof	H. Schaefer	2021
HS 5597	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Vaale bei Hamburg,	H. Schaefer	2021
HS 5598	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Baumschule Eggert		
			Sardinien (Italien)	kommerzielles	unbekannt
				Saatgut	
HS 5599	—	<i>Ilex canariensis</i>	Teneriffa (Kanaren, Spanien)	kommerzielles	unbekannt
		Poir.		Saatgut	
HS 5600	72524888	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (wild)	F. Zähring	2021
HS 5601	72515682	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (Garten)	F. Zähring	2021
HS 5602	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (Garten)	C. Freudling	2021
HS 5603	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (wild)	C. Freudling	2021
HS 5604	73501689	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (wild)	K. Zirngibl	2021
HS 5605	75411312	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (Garten)	K. Zirngibl	2021
HS 5606	76923915	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Chiemgau (wild)	L. Haberl	2021
HS 5607	75868653	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Chiemgau (Garten)	L. Haberl	2021
HS 5608	72387066	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Mangfall (wild)	A. Klages	2021
HS 5609	71564858	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Mangfall (Garten)	A. Klages	2021
HS 5643	75289419	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Mangfall (wild)	A. Klages	2021
HS 5644	73624178	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Mangfall (wild)	A. Klages	2021
HS 5645	72941748	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Mangfall (wild)	A. Klages	2021
HS 5646	73623521	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Mangfall (Garten)	A. Klages	2021
HS 5647	71133281	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Mangfall (Garten)	A. Klages	2021
HS 5648	73623186	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Mangfall (Garten)	A. Klages	2021
HS 5649	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Marktreudwitz (Garten)	T. Kastner	2021
HS 5650	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Freising, Tushing (Garten)	T. Kastner	2021
HS 5651	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Freising, Marzling (Garten)	T. Kastner	2021
HS 5652	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Freising, Neustift (Garten)	H. Schaefer	2021
HS 5653	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Murnau, Bahnhof	H. Schaefer	2021
HS 5654	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Italien, Rom (Baumschule)	H. Schaefer	2021
HS 5655	72516111	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (wild)	F. Zähring	2021
HS 5656	72680041	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (wild)	F. Zähring	2021
HS 5657	74620931	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (wild)	F. Zähring	2021
HS 5658	75642811	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (Garten)	F. Zähring	2021
HS 5659	75522739	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (Garten)	F. Zähring	2021
HS 5660	73114130	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (Garten)	F. Zähring	2021
HS 5661	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (wild)	C. Freudling	2021
HS 5662	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (wild)	C. Freudling	2021
HS 5663	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (wild)	C. Freudling	2021
HS 5664	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (Garten)	C. Freudling	2021
HS 5665	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (Garten)	C. Freudling	2021

Tab. 1: Verwendetes Pflanzenmaterial. (Fortsetzung)

Nummer	iNaturalist ID	A	Fundort	Sammler	Sammel- datum
HS 5666	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (Garten)	C. Freudling	2021
HS 5667	75409121	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (wild)	K. Zirngibl	2021
HS 5668	74122968	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (wild)	K. Zirngibl	2021
HS 5669	74725965	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (wild)	K. Zirngibl	2021
HS 5670	73473019	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (Garten)	K. Zirngibl	2021
HS 5671	74032054	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (Garten)	K. Zirngibl	2021
HS 5672	74129630	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (Garten)	K. Zirngibl	2021
HS 5673	71954176	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Chiemgau (wild)	L. Haberl	2021
HS 5674	77233687	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Chiemgau (wild)	L. Haberl	2021
HS 5675	72357475	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Chiemgau (wild)	L. Haberl	2021
HS 5676	75845917	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Chiemgau (Garten)	L. Haberl	2021
HS 5677	77453071	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Chiemgau (Garten)	L. Haberl	2021
HS 5678	77440246	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Chiemgau (Garten)	L. Haberl	2021
HS 5697	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Dänemark: Jütland	Pedersen & Ollgaard 519 (M)	1969
HS 5698	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Frankreich: Korsika	H. Freitag s.n. (M)	1980
HS 5699	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Frankreich: Provence	H. Freitag s.n. (M)	1981
HS 5700	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Deutschland: Bremen	Tataru (M)	1997
HS 5701	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Deutschland: Düsseldorf, Neandertal	J. Koch (M)	1971
HS 5702	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Deutschland: Moers (Niederrhein)	Hautmann s.n. (M)	1953
HS 5703	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Deutschland: Rheinland-Pfalz, Westerwald	H.J. Tillich 6942 (M)	2015
HS 5704	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Griechenland: Chalkidiki	H.J. Tillich 4007 (M)	2001
HS 5705	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Italien: Judikarische Alpen	W. Lippert 18172 (M)	1982
HS 5706	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Marokko	J.E. Krach 1231 (M)	1977
HS 5707	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Spanien: Oviedo	D. Podlech 54795 (M)	1998
HS 5708	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Schweiz: Waadt	H. Foerther 10328 (M)	1999
HS 5709	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	UK: England, Boxhill SW London	H. Roessler 1225 (M)	1957
HS 5710	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Freiburg (wild)	K. M. Schott	2021
HS 5828	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (ortsnah)	C. Freudling	2021
HS 5829	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (ortsnah)	C. Freudling	2021
HS 5830	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (ortsnah)	C. Freudling	2021
HS5831	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (wild)	C. Freudling	2021
HS 5832	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (ortsnah)	C. Freudling	2021
HS 5833	—	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Allgäu (ortsnah)	C. Freudling	2021
HS 5834	75644163	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (ortsnah)	F. Zähring	2021
HS 5835	72516102	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (ortsnah)	F. Zähring	2021
HS 5836	73096378	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (wild)	F. Zähring	2021
HS 5837	74731961	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (ortsnah)	F. Zähring	2021
HS 5838	73099925	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (Garten)	F. Zähring	2021
HS 5839	72681682	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (ortsnah)	F. Zähring	2021

Tab. 1: Verwendetes Pflanzenmaterial. (Fortsetzung)

Nummer	iNaturalist ID	A	Fundort	Sammler	Sammel-datum
HS 5840	72534076	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Berchtesgaden (ortsnah)	F. Zähring	2021
HS 5841	75410718	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (ortsnah)	K. Zirngibl	2021
HS 5842	74507630	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (ortsnah)	K. Zirngibl	2021
HS 5843	74742494	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (Garten)	K. Zirngibl	2021
HS 5844	74117876	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (ortsnah)	K. Zirngibl	2021
HS 5845	74029638	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (ortsnah)	K. Zirngibl	2021
HS 5846	73469552	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (ortsnah)	K. Zirngibl	2021
HS 5847	73471517	<i>Ilex aquifolium</i> L.	Werdenfelser Land (wild)	K. Zirngibl	2021

2.2 DNS-Extraktion und Sequenzierung

Die DNS-Extraktion wurde mit einem handelsüblichen Extraktionskit (Macherey-Nagel NucleoSpin plant kit, Düren, Deutschland) nach Anleitung des Herstellers durchgeführt. Nach Qualitätskontrolle der DNS-Extraktion wurden mithilfe der Polymerasekettenreaktion (PCR) zunächst variable Bereiche im Plastiden-Genom vervielfältigt (matK-Gen, trnL intron, trnL-trnF spacer, trnS-trnG spacer und psbA-trnH spacer) und mittels Sanger-Sequenzierung analysiert, dann auch die ITS-Region aus dem Kerngenom. Mikrosatelliten im Kerngenom, die sehr geringe genetische Unterschiede detektieren können, wurden ebenfalls als genetische Marker verwendet. Die in dieser Arbeit genutzten Mikrosatelliten wurden aus einer Arbeit über die relativ nah verwandte japanische *Ilex leucoclada* gewählt, wo mit ihnen ein hoher Allel-Reichtum festgestellt werden konnte (Torimaru et al. 2004). Getestet wurden die Primer-Paare für die Loci 06, 18, 36 und 47, die jeweils 2-stellige Allelzahlen bei *Ilex leucoclada* ergeben hatten (Torimaru et al. 2004). Die in PCRs und Sequenzierungen eingesetzten Primer, wurden von Eurofins Genomics Germany GmbH, Ebersberg, bezogen (Tab. 2), die Sanger Sequenzierung wurde von Genewiz Germany GmbH, Leipzig, durchgeführt.

Tab. 2: Sequenzen der PCR- und Sequenzierungs-Primer.

Name	Sequenz (5' -> 3')	Quelle
ITS F1	CCTGCCCTTTGTACACACC	Balthazar et al. 2000
ITS R1	GCTTCTNCAGACTACAATTC	Balthazar et al. 2000
matK-F1	GGTTTGCACCTATTGTGGAAATTCC	Yokoyama et al. 2000
matK-8R	AAAGTTCTAGCACAAGAAAGTCGA	Yokoyama et al. 2000
trnL-c	CGAAATCGGTAGACGCTACG	Taberlet et al. 1991
trnLF-f	GGGGATAGAGGGACTTGAAC	Taberlet et al. 1991
trnS	GCCGCTTTAGTCCACTCAGC	Hamilton 1999
trnG	GAACGAATCACACTTTTACCAC	Hamilton 1999
Ilex-06F	CCCACCCCATCTGTCTAAGAA	Torimaru et al. 2004
Ilex-06R	GCCAAAGCAAGAACTGTAAAG	Torimaru et al. 2004
Ilex-38F	TGGCATAATGTGTCAATGTCA	Torimaru et al. 2004
Ilex-38R	GTTTCTTCGGCTGGTCTCATCATCTATT	Torimaru et al. 2004
Ilex-47F	GCGTCGGATTCTCTTACTCCA	Torimaru et al. 2004
Ilex-47R	GCGGGTATCTTTTGAACCAAT	Torimaru et al. 2004
Ilex-18F	CGCCTACACCATAACATTGCC	Torimaru et al. 2004
Ilex-18R	GGGGAAACATTTGTCTACAGA	Torimaru et al. 2004

3 Ergebnisse

3.1 Genetische Diversität im Plastiden-Genom

Der Vergleich aller Plastiden-DNS-Regionen ergab keinerlei variable Positionen zwischen den unterschiedlichen *Ilex aquifolium* Herkünften. Weder zwischen den wild und im Garten wachsenden Individuen noch innerhalb des Gesamtareals der Art ließen sich bei den matK, trnS-trnG spacer, trnL-Intron und trnL-trnF spacer Regionen Mutationen entdecken. Nur im Vergleich von *Ilex aquifolium* mit der auf den Kanaren endemischen Art *Ilex canariensis* gibt es im matK-Gen und trnL-Introns/trnL-F spacer einzelne Punktmutationen und Insertionen, die im Falle des matK-Gens als stille Mutationen auch keinen Einfluss auf die Aminosäuresequenz haben. Im Bereich des trnS-trnG spacers unterscheiden sich beide Arten zusätzlich zu einzelnen Punktmutationen auch durch zwei in *Ilex canariensis* duplizierte Sequenzabschnitte. Der Vergleich mit den kompletten Plastiden-Genomen von *Ilex daboieshanensis* und *Ilex cornuta* aus GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/) zeigt außerdem, dass auch bezogen auf das komplette Plastiden-Genom nur eine geringe genetische Variabilität zwischen zwei Arten innerhalb der Gattung *Ilex* existiert. In der insgesamt 157.228 Basenpaare langen Nukleotidsequenz unterscheiden sich beide Arten nur durch 26 gleichmäßig über das komplette Plastiden-Genom verteilte Punktmutationen von *Ilex aquifolium*.

3.2 Genetische Diversität im Kerngenom: ITS und Mikrosatelliten

Die Analyse der ITS-Region, die in vielen phylogenetischen Studien als Kernmarker bereits mit Erfolg eingesetzt wurde, ergab wie bereits bei der Plastiden-Genomanalyse keine intraspezifischen Unterschiede zwischen einzelnen *Ilex aquifolium* Individuen. Nur im Vergleich zu *Ilex canariensis* sind 43 Punktmutationen und acht micro-indels erkennbar. Von vier getesteten Mikrosatelliten Primer Paaren aus dem Kerngenom waren drei erfolgreich (Loci 06, 38, 47). Mithilfe dieser Regionen wurden bei *Ilex aquifolium* auch intraspezifische Unterschiede festgestellt, allerdings in viel geringerem Umfang als bei der japanischen Verwandten: bei *Ilex aquifolium* konnten bei Locus 06 vier verschiedene Allele und bei Locus 38 und Locus 47 jeweils drei verschiedene Allele ausfindig gemacht werden (Tab. 3). Bei allen untersuchten Mikrosatelliten lässt sich außerdem feststellen, dass es immer ein weit verbreitetes Allel gibt, das außer bei Locus 06 immer bei $\leq 50\%$ der Individuen gefunden werden kann. Bei allen drei Loci gibt es noch zwei seltenere Allele, die Frequenzen von 3,5-7% erreichen.

Tab. 3: Verteilung der verschiedenen Allele der 3 Mikrosatelliten-Regionen.

	Motiv-Wiederholungen							Summe
	7	8	9	10	11	12	13	
Locus 06	-	-	-	26 (44,8%)	27 (46,6%)	2 (3,5%)	3 (5,2%)	58
Locus 38	43 (71,4%)	-	-	14 (23,2%)	-	3 (5%)	-	60
Locus 47	33 (60%)	4 (7,3%)	18 (32,7%)	-	-	-	-	55

Bei Betrachtung der Allel-Verteilung in Europa (Abb. 2 bis 4) lässt sich kein Muster und auch keine Beschränkung eines bestimmten Allels auf einen bestimmten geographischen Bereich erkennen. Bei allen drei Loci scheinen die Allele relativ zufällig im gesamten natürlichen Verbreitungsgebiet von *Ilex aquifolium* über ganz Europa bis Nordafrika verteilt zu sein.

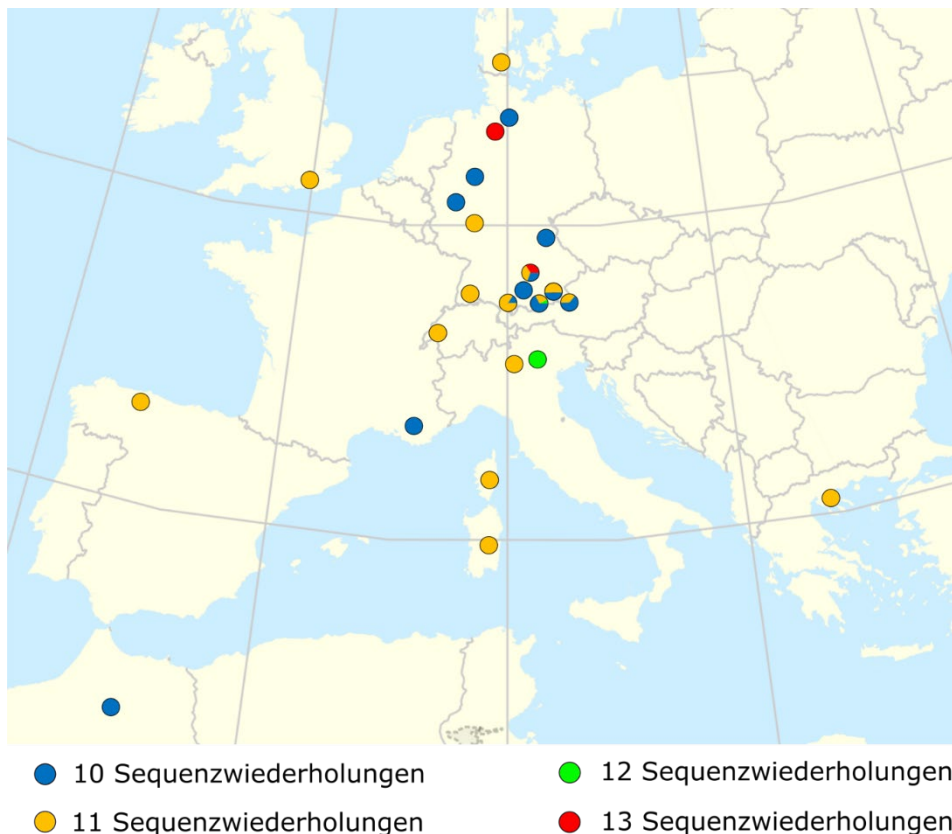


Abb. 2: Allelverteilung des Mikrosatelliten Locus 06 im Gesamtareal. Das am häufigsten gefundene Allel hat 11 Wiederholungen, daneben wurden drei weitere Allele mit 10, 12 und 13 Wiederholungen gefunden.

Beim Locus 06 (Abb. 2) zeigen das nördlichste (Dänemark), östlichste (Griechenland) und westlichste (Spanien) sequenzierte Exemplar dasselbe Allel (11 Wiederholungen). Dieses Allel kann aber auch in Zentraleuropa in vielen verschiedenen Gegenden u.a. dem bayerischen (Vor-) Alpenraum gefunden werden. Das an diesem Locus zweithäufigste Allel mit 10 Wiederholungen kann neben dem südlichsten sequenzierten Exemplar in Nordafrika auch bei einigen Stechpalmen in Nord- und Westdeutschland ausfindig gemacht werden. Die an diesem Locus seltensten detektierten Allele mit 12 und 13 Wiederholungen können jeweils nur bei zwei bzw. drei Pflanzen gefunden werden. Das Allel mit 12 Wiederholungen kann nur bei zwei Stechpalmen im Alpenraum gefunden werden, bei der sich die eine in Italien und die andere im Mangfallgebiet befindet.

Beim Locus 38 (Abb. 3) kann das häufigste Allel (7 Wiederholungen) bei einem Großteil der Pflanzen vom westlichsten (Spanien) bis zum östlichsten Exemplar (Griechenland) über ganz Zentraleuropa gefunden werden. Das an diesem Locus zweithäufigste Allel (10 Wiederholungen) ist von der nördlichsten Stechpalme in Dänemark bis nach Italien auffindbar. Das seltenste Allel (12 Wiederholungen) kann an diesem Locus nur bei drei Pflanzen gefunden werden. Bei diesen handelt es sich zum einem um eine Stechpalme in Marokko und zum anderem um eine im Berchtesgadener Land (naturnah) und eine im Chiemgau (Garten).

Beim Locus 47 (Abb. 4) kann das häufigste Allel (7 Wiederholungen) sowohl beim nördlichsten (Dänemark) als auch westlichsten (Spanien) Individuum gefunden werden. Es ist aber auch ansonsten in ganz Zentraleuropa weit verbreitet. Das zweithäufigste Allel (9 Wiederholungen) kann vom östlichsten Exemplar in Griechenland bis Westdeutschland und Italien ausfindig gemacht werden. Die Verbreitung des Allels mit 7 Wiederholungen beschränkt sich dabei eher auf den Westen des natürlichen Verbreitungsgebiets und die Verbreitung des Allels mit 9 Wiederholungen eher auf den Osten von Europa. Das seltenste Allel mit 8 Wiederholungen kann auch an diesem Locus in natürlichen Populationen nur an drei räumlich entfernten Orten, nämlich Korsika, Allgäu und dem Mangfallgebirge gefunden werden.

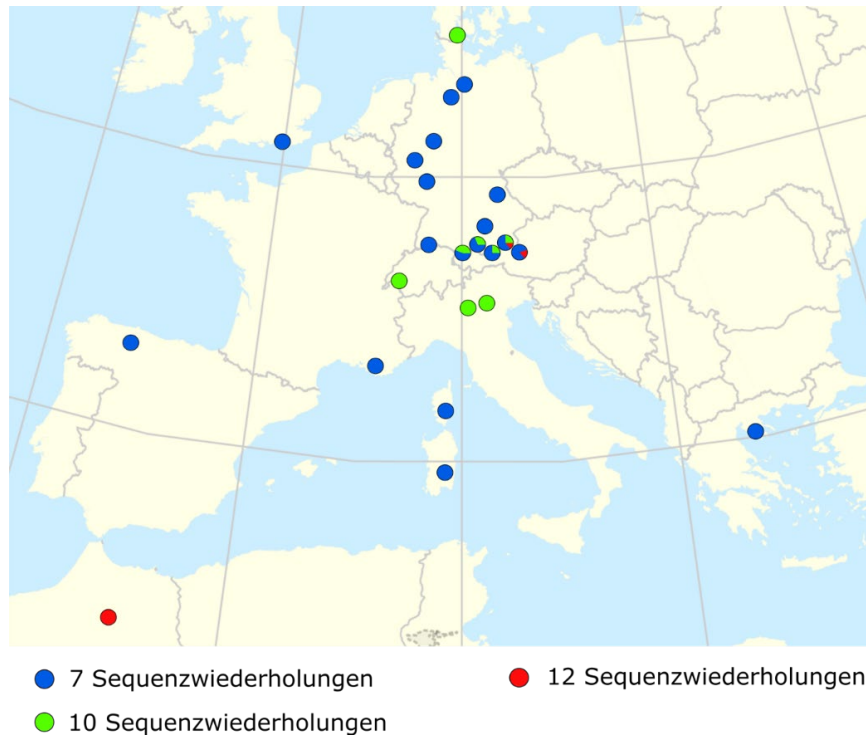


Abb. 3: Allelverteilung des Mikrosatelliten Locus 38 im Gesamtareal. Das häufigste gefundene Allel weist sieben Motiv-Wiederholungen auf, daneben wurden zwei weitere Allele mit zehn und 12 Wiederholungen gefunden.

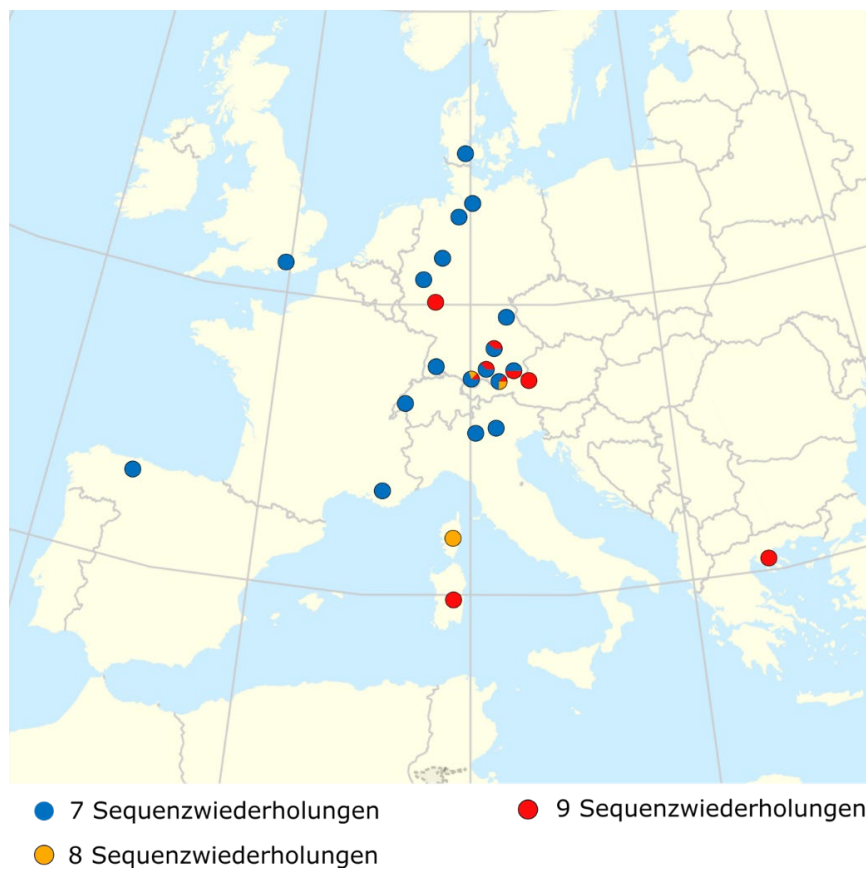


Abb. 4: Allelverteilung des Mikrosatelliten Locus 47 im Gesamtareal. Das häufigste gefundene Allel weist sieben Motiv-Wiederholungen auf, daneben wurden zwei weitere Allele mit acht und neun Wiederholungen gefunden.

Alle im bayerischen (Vor-)Alpenraum analysierten Stechpalmen (wild, kultiviert, Zwischenstatus) besitzen Genotypen, die in natürlichen Populationen außerhalb der Alpen gefunden werden können. So wurde beispielsweise am Locus 38 das Allel mit 7 Sequenzwiederholungen, das bei 13 Individuen in naturnahen Habitaten im Alpenraum vorkommt, auch in Spanien, Südfrankreich, England und Griechenland gefunden. Das Allel mit 10 Sequenzwiederholungen wurde neben 6 Exemplaren im Alpenraum auch noch z.B. in Dänemark und Italien gefunden. Sogar das Allel mit 12 Sequenzwiederholungen, welches außerhalb Deutschlands nur in einem Individuum in Marokko nachgewiesen werden konnte, kann bei einem Exemplar im naturnahen Bereich im Alpenraum gefunden werden. Genotypen, die allein auf den bayerischen (Vor-)Alpenraum beschränkt sind, lassen sich nicht erkennen. Dies trifft neben den wild wachsenden Individuen auch auf die Exemplare aus Gärten zu.

Die genaue Analyse der Transekte im (Vor-) Alpenraum ergibt keine Hinweise auf signifikante Unterschiede zwischen Garten-Stechpalmen, Wildvorkommen und Zwischenstatus-Pflanzen in ortsnahen Bereichen. Sowohl für Mikrosatelliten-Locus 06 als auch für die anderen beiden Loci zeigt sich ein gemischtes Bild mit eher zufällig verteilten Allelen sowohl innerhalb einzelner Transekte als auch in den fünf Teilgebieten des (Vor-) Alpenraumes (Abb. 5 bis 7).

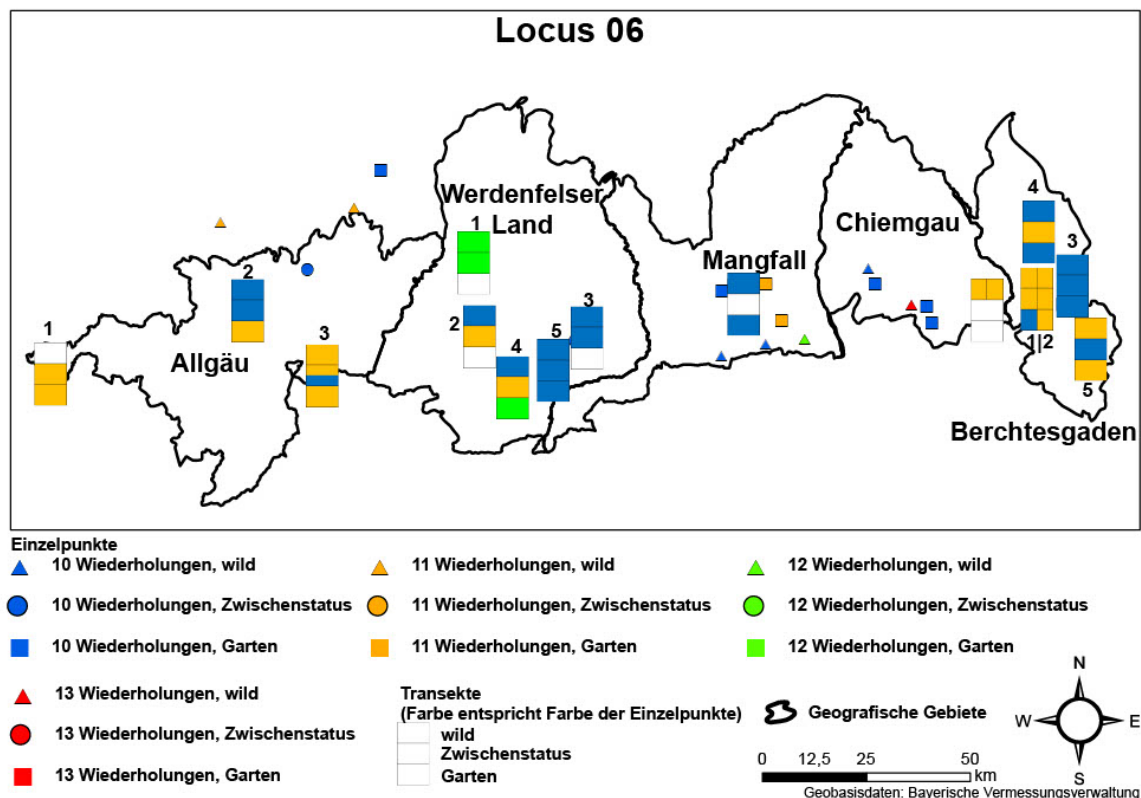


Abb. 5: Allelverteilung des Mikrosatelliten Locus 06 im (Vor-) Alpenraum. Die beiden häufigsten Allele weisen 10 und 11 Motiv-Wiederholungen auf, daneben wurden zwei seltenere Allele mit 12 und 13 Wiederholungen gefunden.

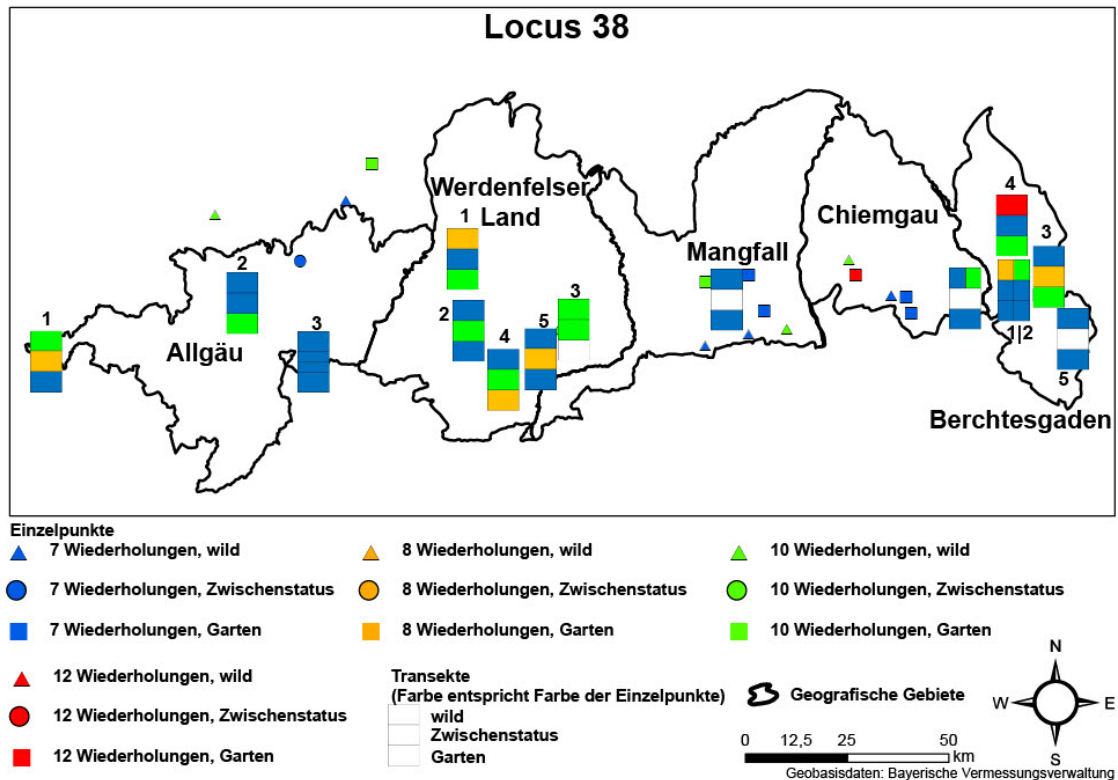


Abb. 6: Allelverteilung des Mikrosatelliten Locus 38 im (Vor-) Alpenraum. Das häufigste gefundene Allel weist sieben Motiv-Wiederholungen auf, daneben wurden drei weitere Allele mit acht und 10 und 12 Wiederholungen gefunden.

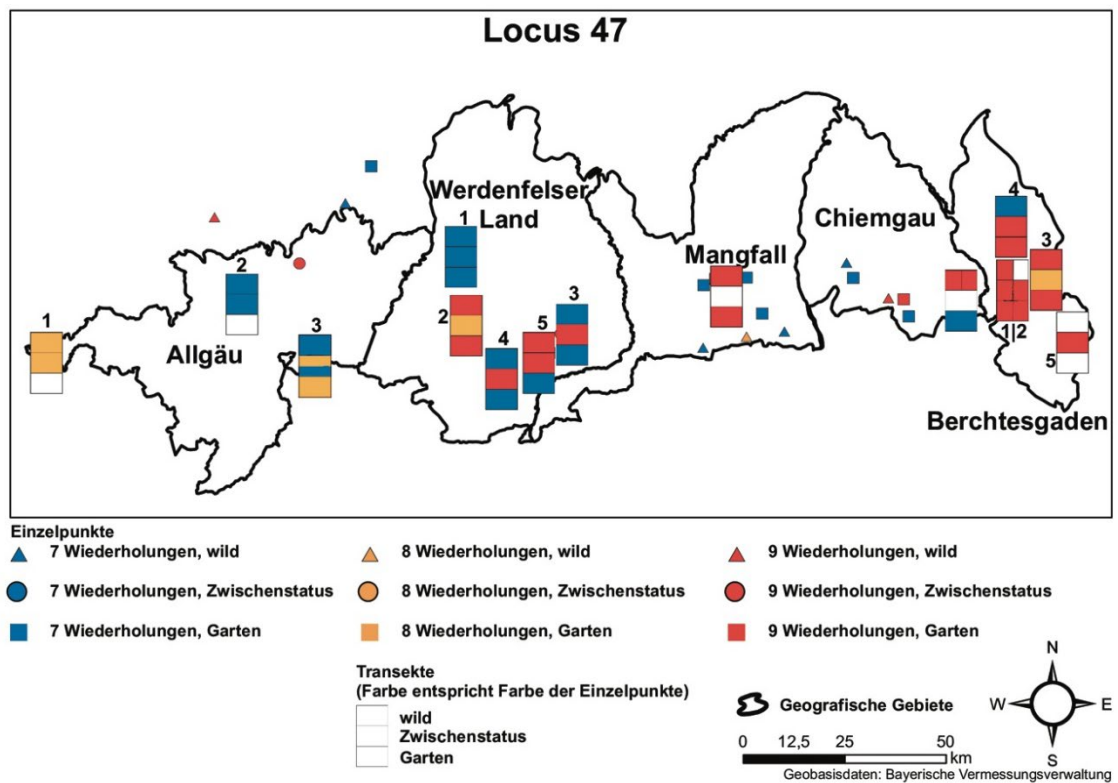


Abb. 7: Allelverteilung des Mikrosatelliten Locus 47 im (Vor-) Alpenraum. Das häufigste gefundene Allel weist neun Motiv-Wiederholungen auf, daneben wurden zwei weitere Allele mit sieben und acht Wiederholungen gefunden.

4 Diskussion

Der Vergleich der untersuchten DNS-Regionen im Plastiden- und Kerngenom sowie der drei Mikrosatellitenregionen aus dem Kerngenom lässt den Schluss zu, dass bei *Ilex aquifolium* intraspezifisch nur eine sehr geringe genetische Variabilität existiert.

Die für phylogenetische Untersuchungen an anderen Pflanzen bereits häufig erfolgreich verwendeten Plastiden-DNS-Regionen für Studien zwischen Populations- und Gattungsniveau waren in unserer Studie über den kompletten sequenzierten DNS-Bereich für alle Individuen identisch. Einzelne wenige auf Punktmutationen zurückzuführende Unterschiede lassen sich nur im Vergleich mit der in der auf den Kanaren endemischen Art *Ilex canariensis* erkennen. Die gattungsweite Studie von Yao et al. (2021) zeigt, dass die europäischen Stechpalmen (*Ilex colchica*, *Ilex aquifolium*) generell eine sehr junge Linie sind, so dass weder zwischen- noch innerartlich eine allzu große genetische Differenzierung zu erwarten ist. Die bestätigt auch eine 20 Jahre alte Studie von Rendell und Ennos (2003), die versuchten, mithilfe von Plastiden-RFLP und Plastiden-Mikrosatelliten die genetische Struktur der Europäischen Stechpalme zu analysieren. Von 12 getesteten RFLP Primer-Paaren waren aber lediglich 2 informativ, von den 6 getesteten Plastiden-Mikrosatelliten auch nur 2 schwach längenvariabel, wobei diese vermeintliche leichte Variabilität auch durch Polymerase-Fehler bedingt gewesen sein könnte. Entsprechend konnte auch nur eine schwache Ost-West Differenzierung gezeigt werden (Rendell und Ennos 2003), die aber mit modernen Methoden überprüft werden müsste.

Die ITS-Region, die im Kerngenom am häufigsten verwendete DNS-Region für phylogenetische Analysen, ist ebenfalls bei den analysierten Individuen von *Ilex aquifolium* identisch. Eine Abweichung lässt sich auch hier wieder nur im Vergleich mit *Ilex canariensis* feststellen, bei dem sich wenige Unterschiede in der Nukleotidsequenz zur Europäischen Stechpalme erkennen lassen. Dies deutet auch im Kerngenom auf eine geringe intraspezifische genetische Diversität hin. Deutlicher wird dies bei der Betrachtung der drei Mikrosatellitenregionen: unter allen untersuchten Individuen können hier nur drei (Locus 38 und Locus 47) oder vier (Locus 06) verschiedene Allele an den einzelnen Loci gefunden werden. Dies stellt nur einen Bruchteil der Alleldiversität dar, die laut Torimaru et al. (2004) in der japanischen *Ilex leucoclada* gefunden werden konnten. Am Locus 06 konnten Torimaru et al. (2004) bis zu 20 verschiedene Allele finden, am Locus 38 insgesamt 27 Allele und am Locus 47 im Ganzen 24 Allele. Unter der Annahme einer vergleichbaren intraspezifischen Diversität wäre eine Allelzahl zumindest im zweistelligen Bereich auch in *Ilex aquifolium* zu erwarten gewesen. Betrachtet man die Allelverteilung der Mikrosatelliten europaweit, lässt sich in keiner Region eine Häufung eines spezifischen Genotyps erkennen und die verschiedenen Allele scheinen variabel über ganz Europa bis Nordafrika verteilt zu sein. Einzig beim Locus 47 können zwei Allele (7 und 9 Sequenzwiederholungen) ausfindig gemacht werden, bei denen es zumindest den Anschein erweckt, dass es sich hier um Allele handelt, die sich jeweils auf ein unterschiedliches geographisches Gebiet beschränken. So scheint das Allel mit 7 Sequenzwiederholungen mehr auf den Westen des natürlichen Verbreitungsgebiets der Stechpalme beschränkt zu sein und das Allel mit 9 Sequenzwiederholungen vor allem auf den Osten von Europa.

Auch im bayerischen (Vor-) Alpenraum oder Zentraleuropa lässt sich kein eindeutiger lokaler Genotyp erkennen, der nur in dieser Region vertreten ist. Stattdessen können die Allele der verschiedenen Mikrosatelliten aus der Alpenpopulation auch teilweise bis zur Grenze des natürlichen Verbreitungsgebiets der Stechpalme gefunden werden. Ein gutes Beispiel dafür stellt eine Pflanze aus einem Wildvorkommen im Berchtesgadener Land dar, die beim Locus 38 dasselbe Allel besitzt wie eine Stechpalme aus einer Wildpopulation in Marokko. Gleichzeitig besitzt diese Pflanze aber von Locus 06 Allele, die auch bei Individuen von Nord- und Westdeutschland bis Südfrankreich gefunden werden können. Diese Beobachtung, dass die Allele von Pflanzen im Alpenraum auch verteilt in ganz Europa bis Nordafrika anzutreffen sind, lässt sich auch bei allen anderen Exemplaren im Alpenraum erkennen. Dies lässt die

Vermutung zu, dass wahrscheinlich fast alle bei den verschiedenen Mikrosatelliten entdeckten Allele in Populationen von Nordafrika bis Nordeuropa vorhanden sind.

Eine mögliche Erklärung für diese sehr niedrige genetische Diversität könnte ein spätes und rasches Einwandern aus einem Refugialbereich im südwestlichen Europa nach den Eiszeiten sein. Fossilfunde und Pollendaten deuten darauf hin, dass *Ilex aquifolium* im Endtertiär als Bestandteil einer subtropischen Vegetation in Europa weit verbreitet war, während des letzten glazialen Maximums aber weit bis in den südlichen iberischen Raum zurückgedrängt wurde, der damit als glaziales Refugium gedient haben könnte (Pott 1990). Diese glaziale Isolation und die postglaziale Wiederbesiedelung von *Ilex aquifolium* in den Norden nach dem Rückzug der Eisschilde aus diesem Refugium würde das Fehlen eines eigenen Genotyps in Zentraleuropa erklären, der bei einer Überdauerung der Eiszeit dort zu erwarten gewesen wäre. Auch gibt es aufgrund unserer Plastiden- und Mikrosatelliten-Daten und im Gegensatz zu den Folgerungen von Rendell und Ennos (2003) keine Hinweise auf Refugien in Italien oder im östlichen Mittelmeer- oder Schwarzmeergebiet, da dann deutliche genetische Unterschiede der Proben aus z.B. Griechenland oder Italien zu erwarten gewesen wären.

Unsere Ergebnisse zeigen damit aber auch, dass Befürchtungen über eine mögliche Vermischung und Unterdrückung einer einheimischen (evtl. sogar endemischen) Population im (Vor-) Alpenraum durch verwilderte und gepflanzte Exemplare mit unbekannter Herkunft unbegründet sind, da es keine genetisch eigenständige Population im bayerischen (Vor-) Alpenraum gibt. Aus Gartencentern stammende, verwilderte Exemplare werden in den allermeisten Fällen Allele tragen, die bereits im Alpenraum vorhanden sind. Ähnliche Ergebnisse brachte auch eine Studie von Skou et al. (2003) im nördlichen Teil des *Ilex*-Verbreitungsgebiets in Dänemark, wo weder eine klare genetische Struktur noch eine Vermischung von Kultur- und Wildmaterial gefunden werden konnte. Daraus könnte man schließen, dass zumindest aufgrund der Plastiden-DNA-Analysen und Mikrosatelliten-Daten keine Herkunftsregionen für die Steckpalme definiert werden müssen und bei Pflanzungen nicht besonders auf die Herkunft des Materials geachtet werden muss, solange es sich um *Ilex aquifolium* handelt. Gerade in Gartencentern ist die morphologisch ähnliche Japan-Steckpalme *Ilex crenata* weitverbreitet, diese oder Hybrid-Steckpalmen sollten natürlich nicht in Wäldern oder naturnahen Habitaten ausgebracht werden.

5 Literatur

BALTHAZAR, M. V.; ENDRESS, P. K.; QIU, Y. L. (2000): Phylogenetic Relationships in Buxaceae Based on Nuclear Internal Transcribed Spacers and Plastid *ndhF* Sequences. *International Journal of Plant Sciences* 161, S. 785-792.

KASTNER, T. (2022): Genetische Untersuchung der Steckpalme entlang des bayerischen Nordalpenrandes. unveröffentl. Bachelorarbeit, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, 63 S.

HAMILTON, M. B. (1999): Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. *Molecular Ecology* 8, S. 521-3.

POTT, R. (1990): Die nacheiszeitliche Ausbreitung und heutige pflanzensoziologische Stellung von *Ilex aquifolium* L. *Tuexenia* 10, S. 497-512.

RENDELL, S.; ENNOS, R. A. (2003): Chloroplast DNA diversity of the dioecious European tree *Ilex aquifolium* L. (English holly). *Molecular Ecology* 12, S. 2681-2688.

SKOU, A.-M.; TONEATTO, F.; KOLLMANN, J. (2012): Are plant populations in expanding ranges made up of escaped cultivars? The case of *Ilex aquifolium* in Denmark. *Plant Ecology* 213, S. 1131-1144. DOI: 10.1007/s11258-012-0071-z.

TABERLET, P.; GIELLY, L.; PAUTOU, G.; BOUVET, J. (1991): Universal primers for amplification of three

non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17, S. 1105-1109.

TORIMARU, T.; TANI, N.; TSUMURA, Y.; HIRAOKA, K.; TOMARU, N. (2004): Development and polymorphism of simple sequence repeat DNA markers for the evergreen shrub *Ilex leucoclada* M. *Molecular Ecology Notes* 4, S. 531-533.

YAO, X.; SONG, Y.; YANG, J.-B.; TAN, Y.-H.; CORLETT, R. T. (2021): Phylogeny and biogeography of the hollies (*Ilex* L., Aquifoliaceae). *Journal of Systematics and Evolution* 59, S. 73-82.

YOKOYAMA, J.; SUZUKI, M.; IWATSUKI, K.; HASEBE, M. (2000): Molecular Phylogeny of *Coriaria*, with Special Emphasis on the Disjunct Distribution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14, S. 11-19.

Genomanalysen der Europäischen Stechpalme (*Ilex aquifolium*)

Edgardo M. Ortiz*, Gentaro Shigita, Alina Höwener & Hanno Schaefer

Technische Universität München
Professur für Biodiversität der Pflanzen
Emil-Ramann-Straße 2
D-85354 Freising

* Korrespondierender Autor: edgardo.ortiz@tum.de

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	85
2 Material und Methoden	85
3 Ergebnisse und Diskussion.....	85
4 Literatur	88

1 Einleitung

Mikrosatelliten- und RFLP/AFLP Analysen haben genauso wie Sequenzierungen einzelner variabler DNS-Bereiche im Plastiden- oder Kerngenom den Nachteil, dass sie immer nur einen winzigen Bruchteil der im Genom eines Organismus vorhandenen Information nutzen. Es stellt sich daher immer die Frage, wie belastbar Ergebnisse solcher Studien sein können. Moderne Sequenziermethoden erlauben seit einigen Jahren die relativ kostengünstige Analyse kompletter Genome, was gerade bei Fragen der genetischen Diversität einen großen Fortschritt bedeutet. Da alle bisherigen Studien (Rendell und Ennos 2003; Skou et al. 2012; Gibis et al. 2022 in Kapitel IV dieses Bandes) darauf hindeuten, dass *Ilex aquifolium* eine sehr geringe genetische Diversität aufweist, die kaum oder gar nicht geographisch strukturiert ist, sollte im letzten Schritt eine genomweite Analyse ausgewählter Proben diese Hypothese mit der maximalen Menge an Sequenz-Information überprüfen.

2 Material und Methoden

Aus den zur Verfügung stehenden DNS-Extrakten (vorheriges Kapitel IV) wurden 21 Proben für eine genomweite Illumina-Sequenzierung ausgewählt. Dabei wurde versucht, damit einen möglichst guten Kompromiss aus arealweiter Diversität und feinskaliger Analyse im (Vor-) Alpenraum zu erlauben. Dazu wurden fünf Proben aus Gärten im Voralpenland, fünf Proben aus ortsnahen Vorkommen und fünf Bäume aus Wildvorkommen in naturnahen Bereichen des bayerischen Alpenraumes gewählt und durch sechs Herbarproben aus dem Gesamtverbreitungsgebiet der Art ergänzt (Tab. 1). Die Gesamt-DNS dieser Proben wurde an Genewiz Germany GmbH in Leipzig geschickt, wo die Vorbereitung der Proben und die Illumina-Sequenzierung durchgeführt wurde. Die erhaltenen Roh-Sequenzdaten wurden dann zunächst mittels einiger Filterschritte aufbereitet: zuerst wurden von der Sequenzierung verbliebene Rückstände von Adapter-Sequenzen und Basen mit niedrigen Qualitätswerten entfernt. Dazu wurde die "clean" Funktion der Analyse-Pipeline Captus verwendet (<https://github.com/edgardomortiz/Captus>). Im zweiten Schritt wurde ein erster Genom-Entwurf mithilfe der "assemble" Funktion von Captus für die Probe mit der höchsten Sequenz-Ausbeute (HS5828) erstellt. Die gefilterten Rohsequenzen aller anderen Proben wurden dann mithilfe von BBDuk (Bushnell 2014) auf den Genom-Entwurf von HS5828 gemappt. Schließlich wurden variable Positionen in allen contigs, die sogenannten SNPs (single nucleotide polymorphism), mittels freebayes (Garrison und Marth 2012) erfasst. Die entstandene SNP-Matrix aller 21 Proben wurde mithilfe von PLINK2 (Chang et al. 2015) in Form einer PCA visualisiert.

3 Ergebnisse und Diskussion

Alle 21 Proben ergaben eine hohe Zahl von Rohsequenzstücken. Die Anzahl reicht von knapp 70 Millionen reads (HS5605) bis über 265 Millionen reads bei HS5828, abhängig von der Qualität und Menge der ursprünglich extrahierten Gesamt-DNS. Nach dem Entfernen von Adapter-Rückständen und Nukleotiden niedriger Qualität blieben immer noch 68 bis gut 260 Millionen reads erhalten, die zu 85-99,3% auch gemappt werden konnten. Damit konnte eine Sequenzierungstiefe des Gesamtgenoms von 10,8 bis 40,9 erreicht werden (Tab. 1).

Die Auswertung der Sequenz-contigs ergab gut 24 Millionen SNPs, die eine gut aufgelöste PCA ermöglichten (Abb. 1). Hier wird nun eine klare geographische Aufteilung ersichtlich: die Probe vom östlichen Arealrand in Griechenland steht isoliert, die südlichste Probe aus Marokko steht der spanischen Probe relativ nahe, letztere ist wiederum fast identisch mit der englischen Probe. Interessant ist, dass die Mehrzahl der Proben aus dem Alpenraum mit einer Stechpalme aus der Provence (Massif de la Sainte Baume) gruppieren. Bei vier Proben aus dem Alpenraum ist eine intermediäre Position zwischen der französischen und der englischen/spanischen Probe erkennbar, die vielleicht durch Vermischung

autochthoner Bestände mit Pflanzen aus Baumschulmaterial erklärbar ist. Es handelt sich um HS5602, HS5663 und HS5828 aus dem Ost-Allgäu (Pfronten) und HS5830 aus dem West-Allgäu.

Tab. 1: Ergebnisse der Illumina-Sequenzierung.

Nr.	Fundort	Status	Anzahl Roh-sequenzen	Anzahl gefilterte Sequenzen	% mapped	Sequenzierungstiefe
HS 5601	Berchtesgaden (TS 4: Anger/Aufham)	Garten	102.514.464	100.695.300	99,0	15,6
HS 5602	Allgäu (TS: Pfronten-Ostallgäu)	Garten	99.339.508	97.164.830	98,9	15,0
HS 5605	Werdenfelser Land (TS 40-41-42)	Garten	69.863.102	68.505.910	99,1	11,0
HS 5655	Berchtesgaden (TS 4: Anger/Aufham)	wild	83.349.406	81.675.628	98,8	13,0
HS 5663	Allgäu (TS: Pfronten-Ostallgäu)	wild	108.975.574	107.000.240	98,7	16,7
HS 5665	Allgäu (TS: Westallgäu)	Garten	90.633.312	88.991.184	98,9	13,9
HS 5667	Werdenfelser Land (TS 40-41-42)	wild	82.040.566	80.351.824	99,0	12,5
HS 5670	Werdenfelser Land (TS 1-2-3)	Garten	88.333.706	86.725.614	98,4	13,2
HS 5828	Allgäu (TS: Pfronten-Ostallgäu)	ortsnah	265.173.734	260.177.600	99,3	40,9
HS 5830	Allgäu (TS: Westallgäu)	ortsnah	98.145.030	96.422.988	85,0	13,1
HS 5831	Allgäu (TS: Westallgäu)	wild	93.154.978	91.478.368	95,7	13,9
HS 5835	Berchtesgaden (TS 4: Anger/Aufham)	ortsnah	78.226.396	76.931.452	98,7	12,0
HS 5841	Werdenfelser Land (TS 40-41-42)	ortsnah	80.420.074	78.969.442	98,7	12,4
HS 5846	Werdenfelser Land (TS 1-2-3)	ortsnah	87.528.536	85.867.114	98,0	13,3
HS 5847	Werdenfelser Land (TS 1-2-3)	wild	75.542.618	74.206.062	94,6	11,0
HS 5697	Dänemark, Jütland, Loevers Odde E Kolching	wild	78.628.210	77.360.154	97,0	10,9
HS 5699	Frankreich, Provence, Massif de la St. Baume	wild	102.468.898	100.046.478	97,4	13,8
HS 5704	Griechenland, Chalkidiki	wild	77.483.410	76.202.304	95,9	10,8
HS 5706	Marokko	wild	91.741.012	90.568.008	95,4	11,7
HS 5707	Spanien, Oviedo	wild	97.864.020	96.085.644	94,2	13,5
HS 5709	UK, England, Boxhill SW London	wild	81.736.858	80.489.940	98,2	10,8

Wenn man die geographische Verteilung der Hauptkomponenten der SNP-Matrix für die Exemplare aus dem bayerischen Alpenraum betrachtet (Abb. 2), ist kein offensichtlicher Zusammenhang zwischen SNP-Verteilung und regionaler Verbreitung erkennbar.

Die Existenz einer genetisch eigenständigen Alpen-Stechpalme wird durch unsere Daten eher nicht unterstützt. Allerdings wäre eine größere Probenzahl aus dem westalpinen Raum und anderen Teilen Frankreichs nötig, um genau analysieren zu können, ob die Bestände in den Bayerischen Voralpen sich im Laufe der postglazialen Einwanderung schon genetisch deutlich von den westeuropäischen Vorfahren wegentwickelt haben oder ob es sich genetisch betrachtet noch um dieselbe Linie handelt, die in weiten Teilen Frankreichs vorkommt. Letzteres legen die Plastiden-Ergebnisse nahe (siehe Gibis et al. 2022, vorheriges Kapitel IV). Die Evolution der bei Stechpalmen maternal vererbten Plastiden kann aber viel langsamer oder generell andersartig ablaufen als die Kerngenom-Evolution, das von beiden Eltern weitergegeben wird. Darauf deuten auch die Ergebnisse der Studien von Manen et al. (2002, 2010) hin, die signifikante Unterschiede in der phylogenetischen Rekonstruktion zwischen Plastiden DNS und Kernsequenzen zeigen.

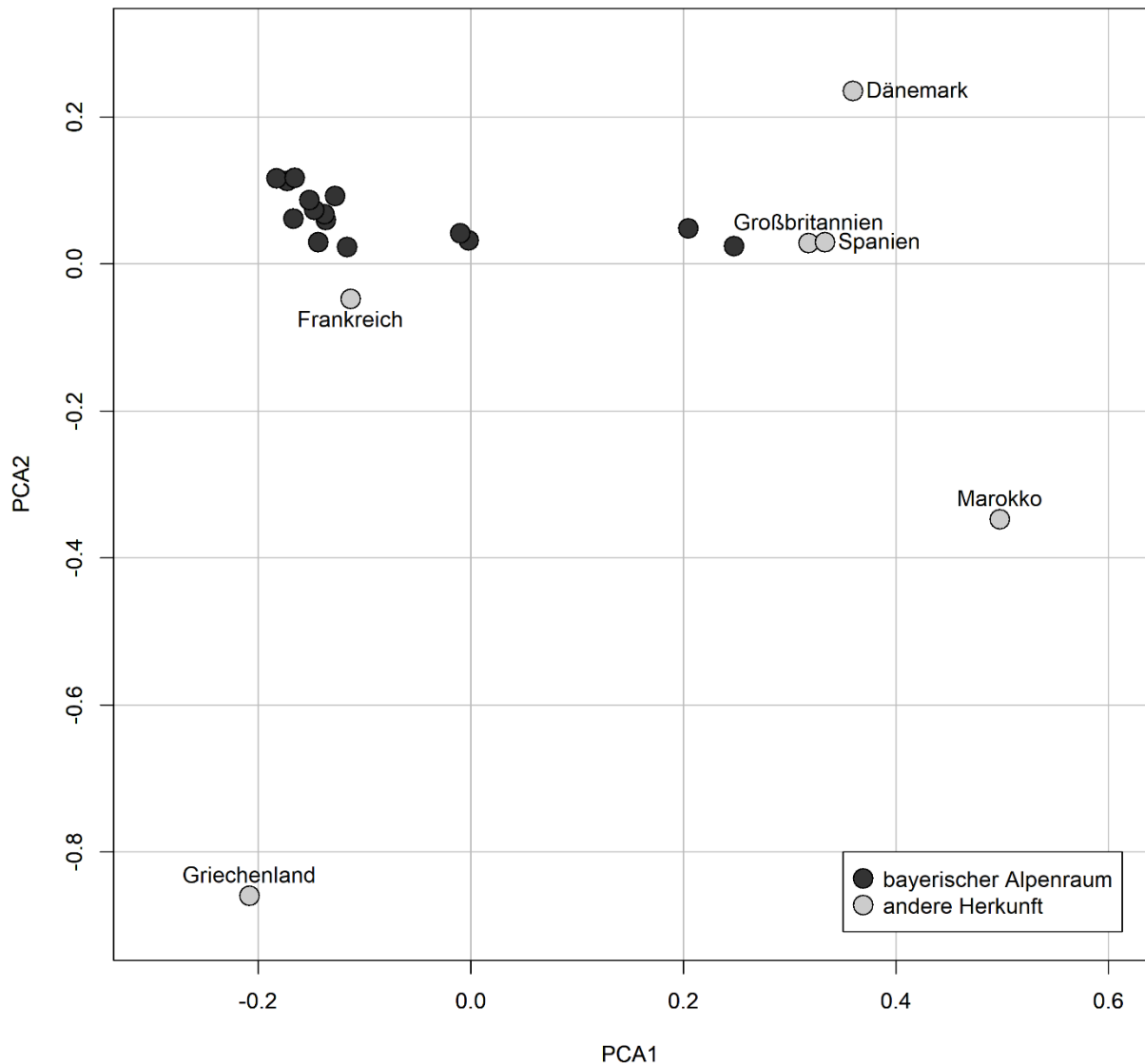


Abb. 1: Hauptkomponentenanalyse (PCA) der 21 europäischen Stechpalmen-Exemplare. Die x- und y-Achsen stellen die erste und zweite Hauptkomponente dar, die aus der 24-Millionen-SNP-Matrix berechnet wurden. Jeder Punkt steht für ein Exemplar und der Abstand zwischen ihnen spiegelt ihre genetische Distanz wider.

Im Vergleich mit den nuklearen Mikrosatelliten-Ergebnissen ist festzustellen, dass auch hier die Probe aus der Provence immer ein Allel aufweist, das auch im Alpenraum gefunden wurde (siehe Gibis et al. 2022, vorheriges Kapitel IV). Allerdings trifft dies auch auf die dänische, griechische, marokkanische, spanische, und englische Probe zu, ist daher wenig aussagekräftig. Generell ist anzunehmen, dass die Ausbreitungsgeschwindigkeit und Genflussdistanzen im Vergleich zu windbestäubten und windverbreiteten Arten stark reduziert sind. Allerdings wird für die Gattung *Ilex* insgesamt von einer hohen Ausbreitungsfähigkeit ausgegangen (Yao et al. 2021), die sich u.a. in der natürlichen Besiedlung der Kanaren, Madeiras und der Azoren aber auch der isolierten Hawaii-Gruppe zeigt. Hierbei ist sicherlich die Samenausbreitung durch Vögel (in Makaronesien v.a. Tauben) von Bedeutung. Bañuelos et al. (2003) nehmen für das dänische Areal eine vielleicht auch durch den Klimawandel und kultivierte Exemplare begünstigte Ausbreitungsgeschwindigkeit von 100 km in 50 Jahren an. Leider gibt es für *Ilex aquifolium* keine belastbaren Informationen zum Genfluss über Pollen (durch kleine Insekten, wohl v.a. Bienen) und Fruchtausbreitung durch Vögel (wohl v.a. Drosseln). Hierzu wären weitere Studien z.B. mit Wildkameras und populationsgenetische Studien auf feiner Skala interessant.

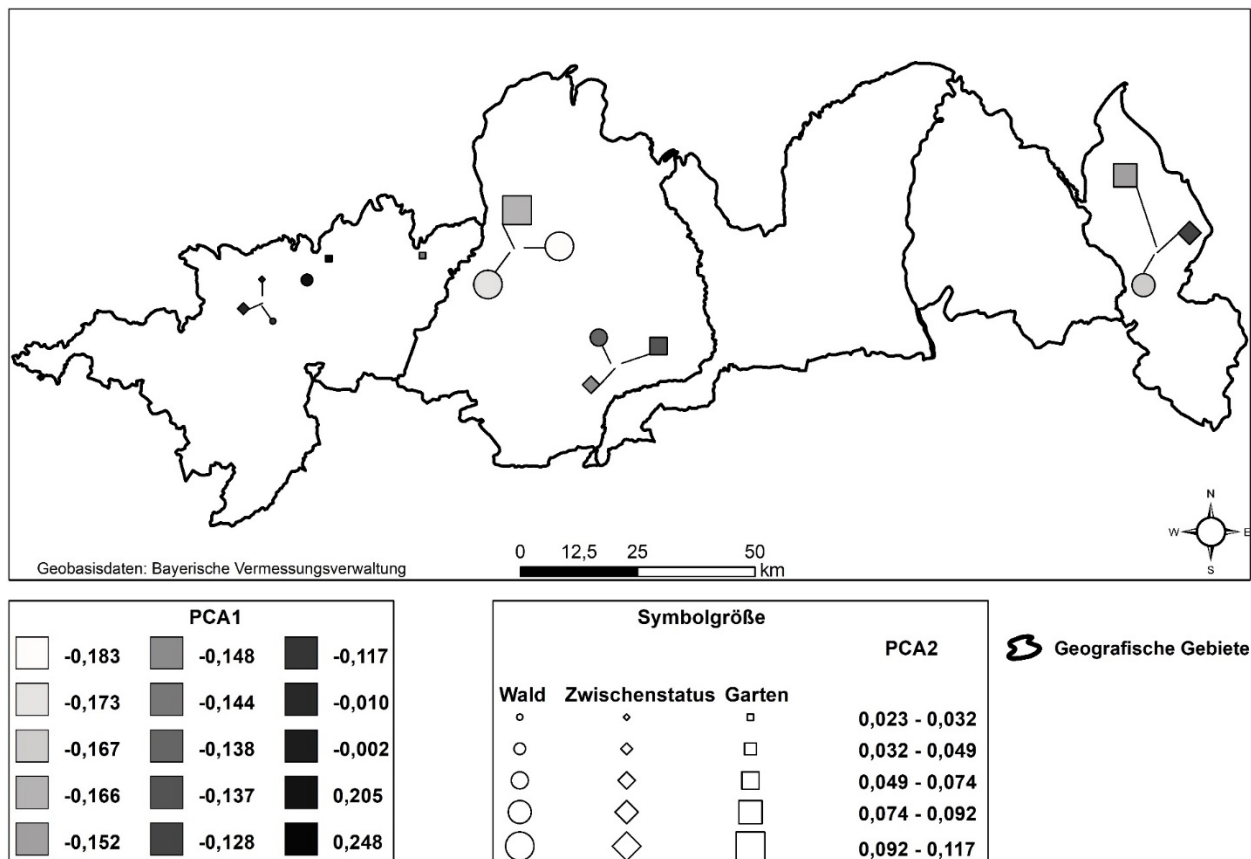


Abb. 2: Geographische Verteilung der aus der 24-Millionen-SNP-Matrix berechneten Hauptkomponenten (siehe Abb. 1) im Bayerischen Alpenraum.

4 Literatur

- BAÑUELOS, M. J.; KOLLMANN, J.; HARTVIG, P.; QUEVEDO, M. (2003): Modelling the distribution of *Ilex aquifolium* at the north-eastern edge of its geographical range. *Nordic Journal of Botany* 23, S. 129-142.
- BUSHNELL, B. (2014): BBMap: A fast, accurate, splice-aware aligner. www.osti.gov/servlets/purl/1241166.
- CHANG, C. C.; CHOW, C. C.; TELLIER, L. C. A. M.; VATTIKUTI, S.; PURCELL, S. M.; LEE, J. J. (2015): Second-generation PLINK: rising to the challenge of larger and richer datasets. *GigaScience* 4, s13742-015-0047-8, <https://doi.org/10.1186/s13742-015-0047-8>.
- GARRISON, E.; MARTH, G. (2012): Haplotype-based variant detection from short-read sequencing. *arXiv preprint arXiv, 1207.3907 [q-bio.GN]*
- MANEN J.F.; BOULTER, M.C.; NACIRI-GRAVEN, Y. (2002): The complex history of the genus *Ilex* L. (Aquifoliaceae): Evidence from the comparison of plastid and nuclear DNA sequences and from fossil data. *Plant Systematics and Evolution* 235, S. 79-98.
- MANEN, J. F.; BARRIERA, G.; LOIZEAU, P.A.; NACIRI, Y. (2010): The history of extant *Ilex* species (Aquifoliaceae): Evidence of hybridization within a Miocene radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57, S. 961-977.
- RENDELL, S.; ENNOS, R. A. (2003): Chloroplast DNA diversity of the dioecious European tree *Ilex aquifolium* L. (English holly). *Molecular Ecology* 12, S. 2681-2688.

SKOU, A.-M.; TONEATTO, F.; KOLLMANN, J. (2012): Are plant populations in expanding ranges made up of escaped cultivars? The case of *Ilex aquifolium* in Denmark. *Plant Ecology* 213, S. 1131-1144. DOI: 10.1007/s11258-012-0071-z.

YAO, X.; SONG, Y.; YANG, J.-B.; TAN, Y.-H.; CORLETT, R. T. (2021): Phylogeny and biogeography of the hollies (*Ilex* L., Aquifoliaceae). *Journal of Systematics and Evolution* 59, S. 73-82.